SÉRIE : C
N° D'ORDRE : 160
N° DE SÉRIE : 49

THESE

présentée

devant L'UNIVERSITE DE RENNES

U. E. R. Sciences du Comportement et de l'Environnement

pour obtenir

Le grade de Docteur es-Sciences Naturelles

par

Raoul MICHEL

Contribution à l'étude des facteurs de régulation de la tendance à voler chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (FORSKAL).

NOTES ANNEXES (2ème PARTIE)

Soutenue le 22 Juin 1972 devant la Commission d'Examen

M. RICHARD — Président

M. LEFEUVRE
M. HASKELL
M. JOLY
M. LE BERRE
— Examinateurs

SÉRIE : C
N° D'ORDRE : 160
N° DE SÉRIE : 49

THESE

présentée

devant L'UNIVERSITE DE RENNES

U. E. R. Sciences du Comportement et de l'Environnement

pour obtenir

Le grade de Docteur es-Sciences Naturelles

par

Raoul MICHEL

Contribution à l'étude des facteurs de régulation de la tendance à voler chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (FORSKAL).

NOTES ANNEXES (2me PARTIE)

Soutenue le 22 Juin 1972 devant la Commission d'Examen

M. RICHARD	Président
M. LEFEUVRE M. HASKELL M. JOLY M. LE BERRE	Examinateurs

UNIV.
LEIDEN.
BIBL.

NOTES ANNEXES (n° 7 à 14)

SOMMAIRE (2ème partie)

Pages

n° 7 - Influence de la lumière et de l'obscurité sur l'induction au vol et sa cessation chez le criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forskal) élevé isolément ou en groupes denses. 1

n° 8 - Rôle des photorécepteurs dans les réactions de vol du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forskal). 14

n° 9 - Etude expérimentale de l'influence des glandes prothoraciques sur la tendance au vol du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria*. 24

n° 10 - Influence de l'ablation des *corpora allata* sur l'activité de vol du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). 31

n° 11 - Influence des *corpora allata* et de mimétique d'hormone juvénile sur l'activité de vol soutenu du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé en groupe dense ou en isolement. 37

n° 12 - Influence des *corpora cardiaca* sur la tendance au vol soutenu du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). 61

n° 13 - Variations de la tendance au vol soutenu du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) après implantation de *corpora cardiaca*. 78

n° 14 - Influence de la *Pars intercerebralis* sur la tendance au vol soutenu du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria*. (Forsk) 95

note n° 7

INFLUENCE DE LA LUMIERE ET DE L'OBSCURITE SUR L'INDUCTION AU VOL ET SA CESSATION CHEZ LE CRIQUET PELERIN *SCHISTOCERCA GREGARIA* (FORSKAL) ELEVE EN ISOLEMENT OU EN GROUPES DENSES.

ABSTRACT

Male *Schistocerca gregaria* reared either in dense groups or in isolation for a variable number of generations are tested on individual roundabouts moving only by wing beats, in separate isolated enclosures. Locusts are tested with sequences of alternating light or darkness (natural or artificial light). Change from one sequence to another is progressive (about 3 mn). Under these conditions if a locust is not flying when the light comes on progressively, it may show a brief flying, activity. On the other hand, if a locust is flying, it will stop quicker and for longer the feebler its' flight tendency and the more intense the light.

Fundamentaly light tends to inhibit flight in *Schistocerca gregaria*. On the contrary, flying activity in darkness begins all the later the stronger the preceding light and the feebler the flight tendency, light inhibits flight remanantly.

Any change in the lighting car be followed by flight for a given flight tendency. This activity develops freely in darkness, but the stronger the light, the less it develops.

The effect of light on locusts flying activity depends, for a given intensity, only on their flight tendency both for those reared in dense groups and those reared in isolation.

Remanent inhibition phenomena may help understand night flight take-off behaviour of dispersed populations of *Schistocerca gregaria* taking place a certain time after darkness has set in.

INTRODUCTION

Nous avons précédemment étudié au laboratoire l'activité de vol à l'obscurité ou à la lumière de *Schistocerca gregaria* élevés isolément ou en groupe dense (MICHEL, 1969, 1970 a,b). Ces travaux ont établi que la tendance fondamentale des criquets est de voler à l'obscurité. L'inhibition du vol par la lumière est surmontée si les individus acquièrent une tendance au vol suffisamment forte. Celle-ci dépend essentiellement des conditions densitaires. Ces données permettent de comprendre pourquoi les criquets de populations denses peuvent voler le jour au contraire des individus de populations dispersées qui ne volent qu'en nuit si leur tendance à voler le permet. Nous avons aussi discuté de facteurs secondaires qui contribuent à rendre plus fréquent les vols diurnes des essaims (phase grégaire) que les vols nocturnes.

Mais parmi les problèmes importants et encore inexpliqués de la biologie du vol des criquets, il en est un qui concerne plus spécialement les individus de phase dispersée. Dans la nature, ceux-ci commencent à s'envoler de 20 à 50 minutes après que l'obscurité se soit établie (ROFFEY, 1963 ; WALOFF, 1963). L'activité de vol se traduit par un nombre variable de courts vols durant quelques minutes, le plus souvent, à environ 15 à 20 minutes pour certains d'entre eux (ROFFEY, 1963 ; WALOFF, 1963 ; MICHEL, 1970 b). Le comportement d'envol est très peu connu (ALBRECHT, 1967). La particularité de ce comportement est que les criquets ne s'envolent pas dès que l'obscurité s'est établie. Certains individus de populations dispersées qui pourraient avoir une durée totale de vol nocturne assez importante (ROFFEY, 1963) devraient même s'envoler au cours du crépuscule avant que la nuit tombe : les expériences menées au laboratoire établissent que la valeur de leur tendance au vol le permettrait (MICHEL, 1969, 1970 a,b).

Nous essayons ici de préciser et de compléter les résultats acquis précédemment en étudiant l'influence des conditions d'éclairement sur l'envol et l'arrêt de vol de *Schistocerca gregaria*.

MATERIEL ET METHODE

Nous utilisons des *Schistocerca* mâles, élevés à haute densité ou bien en isolement depuis 1, 2 ou 5 générations. Les conditions générales d'expérimentation sont identiques à celles déjà décrites (MICHEL, 1970 a). Précisons seulement que les animaux sont testés sur des manèges individuels (diamètre 1,30 m) isolés chacun dans une enceinte, éclairable au tungstène ou à la lumière naturelle. Seuls les battements d'ailes des criquets font tourner les manèges.

Les individus âgés de 25 à 35 jours sont classés en 3 groupes selon la valeur de leur tendance à voler définie (MICHEL, 1969, 1970) par l'activité de vol exprimée au cours d'un test de deux heures à l'obscurité. Les groupes correspondent aux temps de vol suivant : 20 ± 10, 60 ± 10 et 110 ± 10 minutes. Ces criquets sélectionnés sont soumis 24 heures après au test de changement d'éclairement. Ils sont à nouveau suspendus aux manèges à l'obscurité, 2 jours après à fin de vérification de la valeur de leur tendance à voler. Seuls sont retenus les résultats obtenus avec des individus dont la tendance à voler n'a pas varier de plus de 20 % par rapport à celle du test préalable à l'obscurité. Les successions de séquences d'éclairement utilisé (tableau 1) permettent l'obtention de changements d'éclairement quand les criquets sont actifs ou inactifs. Les criquets sont suspendus aux manèges après avoir été soumis dans leur cage à l'obscurité ou à un éclairement analogue à celui utilisé dans le test qui suit, à 35° (température des enceintes de vol) pendant deux heures. Après trente minutes de suspension (période d'habituation permettant d'éliminer l'artefact dû à la manipulation lors de l'accrochage des criquets au manège) à l'obscurité ou à la lumière (selon leur condition antérieure), les criquets sont soumis alternativement à des séquences d'obscurité ou de lumière. (tableau n° 1).

Dans la nature, la lumière et l'obscurité ne se succèdent jamais brutalement en une fraction de seconde. Des changements de luminosité sont parfois rapides (nuages qui passent) mais toujours progressifs. L'expérience montre par ailleurs que tout passage instantané de la lumière à l'obscurité ou inversement provoque une réaction de vol immédiate (une illumination

brusque de 0,1 lux suffit). Cette sorte de réaction de fuite constitue un artefact. Nous avons donc cherché à établir une programmation automatique des changements d'éclairement qui les rende progressifs. Un programmateur permet d'obtenir progressivement en trois minutes environ, les séquences alternativement lumineuses ou obscures. Cette vitesse de variation est un compromis entre une variation trop rapide conduisant à une sorte d'artefact et une variation trop longue pouvant interférer avec les envols spontanés des sujets (MICHEL, 1969, 1970 b). Les expériences à la lumière naturelle ont été effectuées avec un système de rideaux. Les mesures d'éclairement ont été effectuées avec un luxmètre Guerpillon 420. Un système de marquage enregistre sur la bande de vol, la succession des séquences. Le graphique 1 précise les modalités des variations d'intensité lumineuse.

TABLEAU N° 1

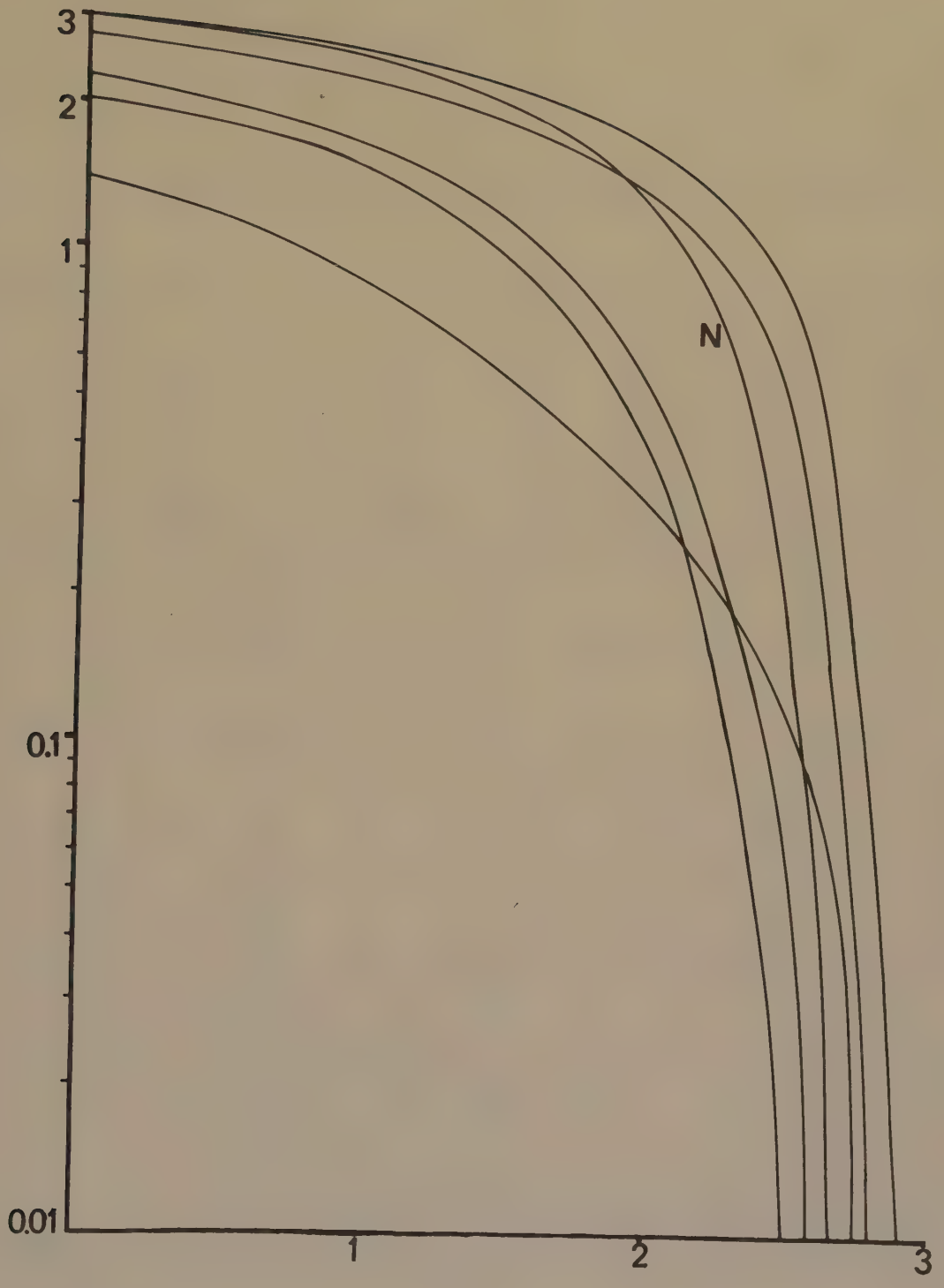
TESTS DE CHANGEMENT D'ECLAIREMENT.

Période d'habituation (obscurité ou lumière) (en minutes).	Durée des séquences alternativement d'obscurité ou de lumière (en minutes) (1)	Durée totale de test (en heures) (2)
30	15 - 15 - 15 - 15 - 15	2 h
30	30 - 30 - 30 - 30	2 h 42
30	15 - 30 - 15 - 30	2 h 12

(1) L'oeil des criquets s'adapte à un changement de lumière en 5 ou 7 minutes (BURTT and CATTON, 1964, 1966) mais une exposition de 10 à 15 minutes à l'obscurité accroît de 5 à 10 fois la sensibilité de l'oeil (COSENS, 1966). Des séquences de 60 minutes ont été employées pour les criquets de grande tendance à voler ("groupe 110 minutes").
(2) Avec les passages progressifs d'une séquence à l'autre.

Les résultats sont exposés (tableau 2) en fonction de la valeur de la tendance au vol des individus. Ils précisent le comportement des criquets lorsque les séquences d'éclairement ou d'obscurité débutent soit lors d'une phase d'activité de vol, soit lors d'une phase d'inactivité.

Le terme d'"activité" est relatif car selon que la tendance au vol est faible ou forte, il peut s'agir d'une succession de vols courts (quelques secondes ou minutes) ou d'un vol durable (MICHEL, 1969, 1970).



Graphique n°1

Variations logarythmiques de l'éclairement du cours du passage d'une séquence d'éclairement à l'autre (en fonction des intensités utilisées).

En abcisse : temps en minutes - En ordonnée : intensités des éclairements en logarythmes de lux - N : graphique concernant les variations de la lumière naturelle.

TABLEAU N° 2

INFLUENCE DE L'ALTERNANCE DE SEQUENCES DE LUMIERE OU D'OBSCURITE SUR L'ACTIVITE DE VOL DE *SCHISTOCERCA GREGARIA*.

Conditions diverses						Séquences de lumière						Séquence d'obscurité		
Qualité de l'éclairement	Conditions d'élevage	Génération d'isolement	Indice de la tendance au vol *	Comportement des criquets au début des séquences (activité ou inactivité)	Intensité lumineuse (en lux)	Temps de latence précédent la réaction de vol	Pourcentage de réactions au changement d'éclairement.	Durée de vol	Temps de latence précédant le début du changement de comportement.	Temps séparant le début du changement d'éclairement et la diminution maximum du vol ou son arrêt.	Temps s'écoulant entre l'arrêt ou la diminution maximum du vol et la reprise du vol.	Latence avant la réaction de vol.	Pourcentage de réactions au changement d'éclairement.	Durée de vol.
Lumière artificielle	Groupement		20	Inactivité	25	3.30	22	3.30				5.17	13	5.04
					100	3.23	28	4.08				7.12	11	5
					160	1.58	25	2.53				10.18	18	3.35
					480	1.65	37	1				13.36	23	6.02
					1000	1.32	37	0.46				15	27	4.44
			60	Inactivité	25	1.42	70	6.10				1.31	64	14
					100	1.15	68	7.17				3.34	76	15,40
					160	1.06	75	4				5	88	11.33
					480	1.10	77	4.33				8.35	75	14.12
					1000	1.16	84	2.40				10.02	81	15.56
				Activité	25				*	*	*			
					100				6.05	10.54	3.20			
					160				4.22	9.12	5.05			
					480				4	9.40	8.38			
					1000				3.36	7.08	14.20			
			120	Activité	25				*	*	*			
					100				*	*	*			
					160				12.07	13.30	6.09			
					480				8.12	14.22	13.06			
					1000				6.12	10.10	15			
	Isolément	1	20	Inactivité	25	3.52	15	3.12				4.10	15	5.07
					100	1.25	22	3.50				6	16	4.05
					160	2,15	28	2.16				11.20	26	5.33
					480	1.50	25	0.55				14.36	28	3.40
					1000	1.13	30	0.51				13.10	21	5.24
		5	20	Inactivité	25	3.22	24	3.42				4.32	23	4
					100	3.25	22	2.30				7	14	3.46
					160	1.50	26	1.15				10.08	30	4.35
					480	2	34	1.12				15.12	19	6.40
					1000	1.26	34	1				15.10	21	5.38
Lumière du jour	Isolément	1	20	Inactivité	1000	2.34	24	1.56				11.22	17	3.40
						2.06	26	1.40				9.20	14	5.03
		2				2.15	30	2				12.10	22	4.37

* voir texte.

A la lumière, le vol peut se fragmenter ou s'arrêter ; en ce cas, l'arrêt n'est pas le plus souvent brutal, l'activité de vol devient d'abord intermittente avec des instants d'arrêt de plus en plus longs. (l'inverse se rencontre quand l'obscurité succède à la lumière mais les vols s'enchaînent vite). En cas de succession de vols courts, la durée de vol indiquée est celle de l'ensemble.30 à 40 mesures ont été effectuées avec 20 à 30 criquets pour obtenir toute valeur indiquée.

RESULTATS

L'ensemble des résultats est exposé dans le tableau 2. Nous examinerons les principaux faits qui s'en dégagent.

A. - LES CRIQUETS SONT INACTIFS QUAND SE PRODUIT LE CHANGEMENT D'ECLAIREMENT.

1) Une séquence de lumière succède à une séquence d'obscurité.

Les criquets réagissent plus tôt et plus sûrement à la lumière si celle-ci est intense. Pour un flux lumineux donné, la rapidité et le nombre de réactions d'envol croissent avec l'importance de la tendance à voler des sujets. La durée de vol diminue en fonction de l'intensité de l'éclairement et de la faiblesse de la tendance à voler. La réaction des criquets peut consister à un seul vol ou en plusieurs vols courts.

2) Une séquence d'obscurité succède à une séquence de lumière.

Les criquets réagissent d'autant plus tard à l'établissement de l'obscurité que l'éclairement qui a précédé était plus intense. Les réactions sont plus rapides et plus nombreuses si la tendance à voler est forte. La durée de l'activité de vol ne dépend pas de l'intensité de l'éclairement précédent mais de la tendance au vol. Les criquets de faible tendance à voler ont parfois, avant la réaction principale, une réaction très fugace vers la fin du changement d'éclairement. D'autre part, il arrive que des individus dont la tendance au vol se trouve probablement très peu en dessous du seuil d'expression à l'obscurité, commencent à voler au cours de la séquence

de lumière qui suit si l'éclairement est peu intense. Ceci se remarque parfois très nettement dans des cas d'augmentation progressive du temps de latence au cours de nombreuses séquences successives : le vol a lieu de plus en plus tardivement à l'obscurité et finit par se produire à la lumière et de plus en plus tard dans la séquence d'éclairement.

B. - LES CRIQUETS SONT ACTIFS QUAND SE PRODUIT LE CHANGEMENT D'ECLAIREMENT.

1) Une séquence de lumière succède à une séquence d'obscurité.

L'établissement de la lumière provoque une diminution momentanée ou une disparition de l'activité de vol. Cet effet est d'autant plus précoce que la lumière est plus intense et que la tendance au vol est faible. La réapparition de l'activité de vol au cours de la même période lumineuse peut se réduire à des vols d'autant plus tardifs, courts et rares que la lumière est plus intense et la tendance à voler faible.

Les criquets de forte tendance au vol ne réagissent pas à de faibles intensités (25-100 lux) sinon parfois par une augmentation passagère de leur vitesse de déplacement. A 160 lux et au-delà, le vol peut se "fragmenter" momentanément et la vitesse peut s'accroître passagèrement.

2) Une séquence d'obscurité succède à une séquence de lumière.

La vitesse de déplacement des criquets s'accroît souvent momentanément tandis que la durée de leurs vols s'allongent s'ils sont intermittents. Parfois, au contraire, les criquets s'arrêtent mais le vol reprend plus intensément quelques dizaines de secondes à quelques minutes plus tard.

C. - COMPARAISON DES RESULTATS OBTENUS EN LUMIERE ARTIFICIELLE OU NATURELLE AVEC DES CRIQUETS ELEVES EN GROUPES DENSES OU EN ISOLEMENT.

A tendance au vol égale, les réactions des criquets respectivement à la lumière ou à l'obscurité sont analogues quelle que soit la densité d'élevage. L'établissement de la lumière naturelle engendre moins rapidement

une réaction de vol que la lumière artificielle mais cette réaction est brève. D'autre part, avec la lumière naturelle, la rémanence de l'inhibition est moins durable. Ces faits confirment que *Schistocerca* est moins inhibé par la lumière naturelle que par la lumière au tungstène (MICHEL, 1970). La durée des vols à l'obscurité reste inchangée.

DISCUSSION

L'établissement de la lumière ne peut entraîner fondamentalement qu'une réaction de vol de durée limitée. Elle induit une réaction de changement de comportement lorsque l'environnement varie comme cela peut se constater sur le terrain au niveau même des essaims (WALOFF et RAINEY, 1951 ; ALBRECHT, 1967)*. Le nombre de réactions d'envol qui suivent l'établissement de la période lumineuse croît surtout avec la tendance au vol mais aussi avec l'intensité et la vitesse d'apparition de la lumière. Le changement de comportement a une durée relativement brève à cause de l'action inhibitrice de la lumière. Cette action est confirmée dans le cas où les animaux ont une forte tendance à voler et de ce fait sont en pleine activité quand survient une séquence de lumière relativement forte. Cette activité s'arrête momentanément une ou plusieurs fois. Ce dernier comportement se retrouve chez *Drosophila melanogaster* (MEDIONI, 1961). La durée de vol des animaux soumis à des conditions d'éclairement relativement intense est toujours réduite (MICHEL, 1970).

D'autre part, quand la tendance à voler est très faible, le pourcentage de réactions d'envol à l'établissement de la lumière est supérieur à son homologue à l'obscurité. La lumière serait alors plus contraignante que l'obscurité mais la durée de vol reste supérieure à l'obscurité car elle n'est pas inhibée. Si la tendance à voler s'accroît, les pourcentages de réactions deviennent analogues dans les deux cas : le criquet inactif a alors, une sensibilité accrue aux variations de l'éclairement, mais la durée de vol reste supérieure à l'obscurité. La durée de vol ne dépend pas de l'intensité du flux auquel a été soumis auparavant le criquet mais de l'importance de sa tendance à voler

---

* Certains aspects de l'influence de la lumière et de la température sur l'activité de vol de *Schistocerca* dans la nature ont déjà été discutés (MICHEL, 1970 a).

L'établissement de l'obscurité induit parfois très vite chez un animal arrêté une fugitive réaction d'envol due peut être à un changement encore trop rapide d'ambiance, mais cette brève réaction est toujours suivie ultérieurement d'une activité de vol plus importante. Le temps de latence précédant l'envol à l'obscurité est supérieur à celui qui suit l'établissement de la lumière à cause de son inhibition remanente.

L'ensemble des résultats montre qu'un criquet en vol est arrêté d'autant plus vite et plus durablement que la lumière est plus intense et sa tendance à voler faible. Inversement, un criquet s'envole d'autant plus tard lors de l'établissement progressif de l'obscurité que sa tendance à voler est faible et que la lumière à laquelle il était antérieurement exposé était plus forte, l'inhibition remanente étant alors plus durable.

Le vol de jour caractérise les populations très denses. On le retrouve aussi chez les populations de densité intermédiaire, en voie de grégarisation (REGNIER, 1931 ; ROFFEY et POPOV, 1968) ou de solitarisation (RAINEY, 1962) mais le vol diurne ne se trouve plus chez les populations très dispersées (RAO,1937; KENNEDY, 1939 ; VOLKONSKY, 1942 ; WALOFF, 1963 ; BOTHA et JANSEN, 1969 ; PETTY et JANSEN, 1970). Dans la nature, certains criquets de populations dispersées ne commencent à voler à l'obscurité, que vingt minutes après le coucher du soleil. La plupart ne commencent à voler que 40 à 50 minutes après le coucher du soleil, alors que la lumière du jour a disparu depuis plusieurs dizaines de minutes faisant place à la brillance nocturne (DUFAY, 1928). En fait, nos résultats suggèrent que l'intensité de la lumière du jour étant très considérable, dans les pays tropicaux et subtropicaux, et le crépuscule très bref, il est très probable que la très forte inhibition motrice engendrée au cours de la journée ne se dissipe pas avec la disparition même de la lumière du jour. Ajoutons que le contact tarsien peut diminuer l'efficacité de stimuli visuels comme il en est pour certains stimuli vibratoires (BUSNEL et BUSNEL, 1956). Les différences individuelles dans le moment de l'envol doivent être rapportées aux diverses valeurs de la tendance au vol capable de modifier la rapidité de la levée d'inhibition rémanente.

Nous montrons aussi qu'une grande augmentation de la tendance à voler rend les criquets de plus en plus sensibles aux variations du milieu

extérieur quand ils ne volent pas puisque, entre autre, les temps de latence avant l'envol causé par celles-ci diminuent. Dans la nature, après la période de quiescence consécutive à la prise de nourriture (DE LEPINEY, 1933; KENNEDY, 1951), les innombrables interstimuli modifient peu à peu l'état interne des criquets et les y rendent par retour de plus en plus sensibles. Les criquets finissent par s'envoler en essaim.

Les résultats acquis au laboratoire prouvent aussi que l'augmentation de la tendance au vol a pour effet de rendre les criquets de moins en moins sensibles au variations des facteurs externes au cours de ses phases d'activité de vol : il est de plus en plus difficile d'obtenir leur arrêt à la lumière. Ceci est en accord avec la notion de "persistent locomotion" de KENNEDY (1951).

Les résultats exposés ici et antérieurement (MICHEL, 1969, 1970 a) ainsi que ceux obtenus par RICHARD dès 1958, s'opposent aux conclusions de BAIRAMOGLU ERGENE (1964) selon lequel l'activité de vol serait inhibée à l'obscurité. Nos expériences confirment au contraire, l'hypothèse selon laquelle la tendance fondamentale de *Schistocerca gregaria* serait de voler à l'obscurité tandis que la faculté de se déplacer en vol le jour serait acquise secondairement ; la densité est un facteur qui agissant par l'intermédiaire des stimulations mutuelles sur l'état des criquets, modifie leur physiologie ; elle augmente leur tendance au vol de sorte qu'ils deviennent capables de se déplacer à la lumière. Les observations de terrain anciennes et récentes (ROFFEY et POPOV, 1968 ; ROFFEY, 1969 ; ROFFEY et al., 1970) vont dans le sens de nos conclusions.

Nous avons vu aussi qu'à tendance au vol égale, les individus élevés isolément, sont inhibés dans les mêmes proportions que ceux élevés en groupes très denses. L'inhibition du vol due à la lumière étant inversement proportionnelle à la tendance au vol, la différence essentielle entre les criquets des phases extrêmes serait liée davantage à l'activité du système neuroendocrinien dont dépend la tendance au vol (HASKELL,1962) qu'à des différences de fonctionnement de photorécepteurs telles celles décelées par QUEINNEC et al., 1970. Des expériences actuellement en cours, nous permettront sans doute de connaître au moins partiellement le rôle des yeux et des ocelles dans les phénomènes exposés ici.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le professeur J.S. KENNEDY des conseils dont il nous a fait bénéficier lors de la rédaction de ce manuscrit.

REFERENCES

ALBRECHT F.O. (1967) - Polymorphisme phasaire et biologie des acridiens migrateurs. *Masson Ed. Paris.*

BAYRAMOGLU ERGENE S. (1964) - Untersuchungen über den Einfluss der ocellen auf die fluggeschwindigkeit der wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria. Zeitsch. Vergl. Physiol.* 48, 467-480.

BOTHA D.M. et JANSEN A. (1969) - Night flying by brown Locusts. *Locustana Pardalina.* (Walker). *Phytophylactica* 1, 78-92.

BURTT E.T. and CATTON W.T. (1964) - Potential changes in the eye and optic lobe of certain insects during light and dark adaptation. *J. Insect. Physiol.* 10, 865-886.

BURTT E.T., CATTON W.T. and COSENS D.J. (1966) - Electrical potential field in eye and optic lobe of locust. Potential variations and changes in visual threshold during, light and dark adaptation. In the functional Organisation of the compound eye. *Ed. by Berhnard C.G.* 21, 219-236. *Pergamon Press Oxford.*

BUSNEL et BUSNEL R.G. (1956) - Sur une phonocinèse de certains acridiens à des signaux acoustiques synthétiques. *C.R. Acad. Sc.* 242, 292-293.

COSENS D.J. (1966) - Visual sensitivity in the light and dark adapted compound eye of the desert Locust. *J. Insect. Physiol.* 12, 871-890.

HASKELL P.T. (1962) - Sensory influence on phase change in Locusts. *Coll. int. C.N.R.S. 114, Paris (Discussion),* 145-164.

KENNEDY J.S. (1951) - The migration of the Desert Locust (*Schistocerca migratoria)* (Forsk) I. The behaviour of swarms. II. A theory of long range migrations. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B. 625 ; Vol. 235,* 163-290 (1952).

KENNEDY J.S. (1952) - Unidirectional movement in migrating Locusts. *Trans. Ninth. Int. Cong. Ent.* 1, 394-400.

LEPINEY J. (de) (1928) - Sur le comportement de *Schistocerca gregaria* (Forsk) au cours des vols. *Rev. Path. veg. et Ent. Agr.* 82,96.

DUFAY J. (1928) - La brillance du ciel nocturne et ses variations. Recherches sur la lumière du ciel nocturne. *Bull. Observ. Lyon* 10, 1-188.

LEPINEY J. (de) (1933) - Révision sommaire du comportement de *Schistocerca gregaria* (Forsk) dans les lieux d'habitat temporaire. *5ème Congrès Int. Ent. Paris*, 2, 573-581.

MEDIONI J. (1961) - Contribution à l'étude psycho physiologique et génétique du phototropisme d'un insecte : *Drosophila melanogaster* (Meigen). *Thèse Doctorat, Strasbourg.*

MICHEL R. (1969) - Etude au laboratoire des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Rev. Comp. An.* 3, 46-65.

MICHEL R. (1970 a) - Etude au laboratoire de l'influence de la lumière et de la température sur la tendance au vol du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Rev. comp. An.* 4, 3-21.

MICHEL R. (1970 b) - Etude expérimentale des variations de la tendance au vol chez le criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé isolément pendant plusieurs générations. *Ins. Soc.* 1, 21-38.

MICHEL R. (1970 c) - Etude expériementale de l'activité maximum de vol journalière du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé en groupe ou en isolement. *Behav.* 4, 58-72.

PETTY G.J. et JANSEN A. (1970) - Flight reactions of solitary phase brown locusts *Locustana pardalina* (Walker) when systematically disturbed at different times of the day. *Phytophylactica* 2, 97-102.

QUEINNEC Y, CAMPAN R. et GALLO A. (1970) - Etude des réponsas électrorétinographiques à différentes stimulations lumineuses chez *Locusta migratoria migratorioides* (R et F). Comparaison entre les différentes phases. *Ins. Soc.* 17, 273-294.

RAINEY R.C. (1962) - Some effects of environmental factors on movements and phase change of locusts population in the field. *Coll. int. C.N.R.S. Paris*, 114, 175-200.

RAO Y.R. (1937) - A study of migration among the solitaries of the desert locust *Schistocerca gregaria. C.R. IV Confer. int. rech. Anti-acrid. Le Caire. 1936.*

REGNIER P.R. (1931) - Les invasions d'acridiens au Maroc de 1927 à 1931. *Dir. Gen. Afr. Def. Cult. Rabat, 3.*

RICHARD G. (1958) - Contribution à l'étude du phototropisme des insectes au cours de leur vol. *Congr. Intern. Ent. Montréal (1956)* 2, 571-575.

ROFFEY J. (1963) - Observations on night flight in the Desert Locust *(Schistocerca gregaria* - Forsk) *Anti. Locust Bull. 39.*

ROFFEY J. (1969) - The build up of the present Desert Locust Plague. *Pans. 15*, 1, 12-17.

ROFFEY J. et POPOV G. (1968) - Environmental and behavioural Processes in a desert Locust outbreak. *Nature*, 219, 446-450.

ROFFEY J., POPOV G., HEMMING C.F. (1970) - Outbreaks and recession populations of the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Bull. Ent. Rest. (1968)*. 59, 675-680.

VOLKONSKY M. (1939) - Sur la photoakinèse des acridiens. *Arch. Inst. Pasteur, Algérie*, 17, 194-220.

VOLKONSKY M. (1942) - Observations sur le comportement du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) dans le Sahara algéro-nigérien. *Arch. Inst. Pasteur, Alger*, 20, 236-248.

WALOFF Z. (1963) - Field studies on solitary and *transiens* desert locusts in the Red Sea Area. *Anti-Locust Bull. 40*.

WALOFF Z. et RAINEY R.C. (1951) - Field studies on factors affecting the displacements of desert locust swarms in eastern africa. *Anti-Locust Bull.*, 9, 1-50.

RESUME

Des *Schistocerca gregaria* mâles élevés en groupes denses ou isolément depuis un nombre variable de générations sont testés sur des manèges individuels animés par leurs seuls battements d'ailes et isolés dans des enceintes. Les criquets sont soumis à des séquences alternativement lumineuses ou obscures (lumière naturelle ou artificielle). Les passages d'une séquence à l'autre sont progressifs (3 minutes environ) et dans ces conditions, si le criquet est arrêté lors de l'exposition progressive à la lumière, celle-ci peut induire une brève activité de vol. Si au contraire, le criquet vole, il s'arrête d'autant plus tôt et plus longuement que sa tendance au vol est faible et que l'intensité lumineuse est forte. Fondamentalement, la lumière tend à inhiber le vol de *Schistocerca gregaria*.

Inversement, l'activité de vol que peut présenter *Schistocerca gregaria*, à l'obscurité, apparaît d'autant plus tard que la lumière à laquelle il a été soumis auparavant était plus forte et que sa tendance à voler est faible. La lumière exerce une inhibition rémanente. La durée de l'activité de vol à l'obscurité dépend de la tendance au vol.

Tout changement d'éclairement peut être suivi d'une activité de vol. Pour une tendance au vol donnée, cette activité se développe librement à l'obscurité mais d'autant moins à la lumière que celle-ci est intense.

L'effet de la lumière sur l'activité de vol des criquets dépend pour une intensité lumineuse donnée de leur seule tendance au vol qu'ils soient élevés en groupes denses ou isolément.

Les phénomènes d'inhibition rémanente mis en évidence peuvent contribuer à expliquer que le comportement d'envol nocturne des *Schistocerca gregaria* de populations dispersées ait lieu un certain temps après que l'obscurité se soit établie.

note n° 8

ROLE DES PHOTORECEPTEURS DANS LES REACTIONS DE VOL DU CRIQUET PELERIN: *SCHISTOCERCA GREGARIA* (FORSK).

ABSTRACT

Male *Schistocerca gregaria* reared in dense groups are tested on individual roundabouts moving only by wing beats in separate enclosures. Locusts are tested with sequences of alternating light or darkness (natural or artificial light). Change from onesequence to another is progressive (about 3 minutes). Ocelli, contrary to eyes, do not play any part in starting or ending *Schistocerca gregaria's* flying activity in the situations of alternating light and darkness studied.

Average flying speed depends neither on the photoreceptors concerned or on the lighting. Under certain conditions. The cephalic tegument is sufficiently permeable to light to play a part in flying activity when photoreceptors are occluded. Locusts probably react differently to photoreceptor occlusion when they walk or when they fly.

INTRODUCTION

Nous avons montré dans des publications antérieures (MICHEL, 1970 a,b) que la tendance fondamentale de *Schistocerca gregaria* est de voler à l'obscurité : l'inhibition causée par la lumière étant surmontée si la tendance au vol est suffisamment importante. L'influence de l'éclairement sur l'activité de vol de ces criquets apparaît très nettement si on les soumet, accrochés à des manèges alternativement à des séquences d'obscurité ou de lumière (MICHEL, 1972). Dans ces conditions, selon l'intensité de l'éclairement et la valeur de leur tendance à voler, ces criquets présentent une courte activité de vol s'ils étaient inactifs ou bien un arrêt ou une diminution de l'activité de vol s'ils sont en train de voler. Inversement, à l'obs-

curité, le vol peut s'établir ou continuer s'il est déjà en cours.

L'activité de vol que peut présenter *Schistocerca gregaria* à l'obscurité apparaît d'autant plus tard que la lumière à laquelle il a été soumis auparavant était plus forte et que sa tendance à voler est plus faible. La lumière exerce une inhibition rémanente. La durée de l'activité de vol à l'obscurité dépend de la tendance au vol.

Des expériences analogues effectuées avec des animaux dont certains ou tous les photorécepteurs sont occlus devraient mettre en évidence ceux qui sont impliqués et leur rôle dans le comportement de vol de *Schistocerca* vis-à-vis de l'éclairement.

MATERIEL ET METHODE

Les conditions générales d'expérimentation sont analogues à celles déjà décrites (MICHEL, 1969, 1972). Rappelons simplement que les manèges (diamètre = 130 cm) sont individuels et mus par les seuls battements d'ailes des criquets. Chaque manège est isolé dans une enceinte pour éliminer les possibilités d'entraînement acoustique (HASKELL, 1957, MICHEL, 1971; XINON et al., 1971) et optique. L'enregistrement des déplacements est automatique.

L'occlusion des yeux et des ocelles est réalisée à l'aide d'un vernis noir ou bien d'un mélange de cire et de noir animal recouvert ou non d'une plaquette métallique. Les résultats sont identiques. Ces opérations sont effectuées sous une loupe afin de ne pas léser les organes cervicaux aérosensibles (WEIS-FOGH, 1949 ; HASKELL, 1959 ; GUTHRIE, 1966 ; SVIDERSKI, 1967). Les tarses des pattes prothoraciques sont plongés dans de la paraffine ce qui empêche les criquets d'abîmer la couche opaque.

A l'âge de 25 et 30 jours, des criquets sont suspendus pendant 2 heures à l'obscurité aux manèges. On sélectionne ceux dont la durée de vol est égale à 60 $\pm$ 10 minutes . En fin de journée, les photorécepteurs choisis sont occlus (yeux composés, ocelles). Les animaux de contrôle subissent

les mêmes opérations mais les récepteurs sont dégagés peu après. Ces criquets sélectionnés restent ensuite à l'obscurité jusqu'au lendemain. On vérifie, alors l'état des occlusions et pendant 2 heures, on garde les animaux à l'obscurité et à 35°, conditions des enceintes de vol où a lieu le test d'alternance d'éclairement. Dès après celui-ci, les photorécepteurs occlus sont dégagés après vérification de leur état. Le lendemain, les animaux opérés et ceux qui servent de contrôle sont testés dans les mêmes conditions que celles de leur sélection pour vérification de la valeur de leur tendance à voler. On ne retient que les résultats obtenus avec les animaux dont la durée de vol ne diffère pas de plus de 20 % de celle du test préalable.

Lors des tests de changement d'éclairement, les sujets sont d'abord soumis pendant 30 minutes à l'obscurité ce qui permet d'éliminer l'artefact causé par la manipulation lors de l'accrochage aux manèges. (tableau 1). Les criquets sont ensuite exposés alternativement à des séquences d'éclairement ou d'obscurité, le passage de l'une à l'autre se faisant en trois minutes environ avec un programmateur, afin d'éviter tout changement brutal (graphique 1). L'éclairement est naturel ou artificiel (tungstène).

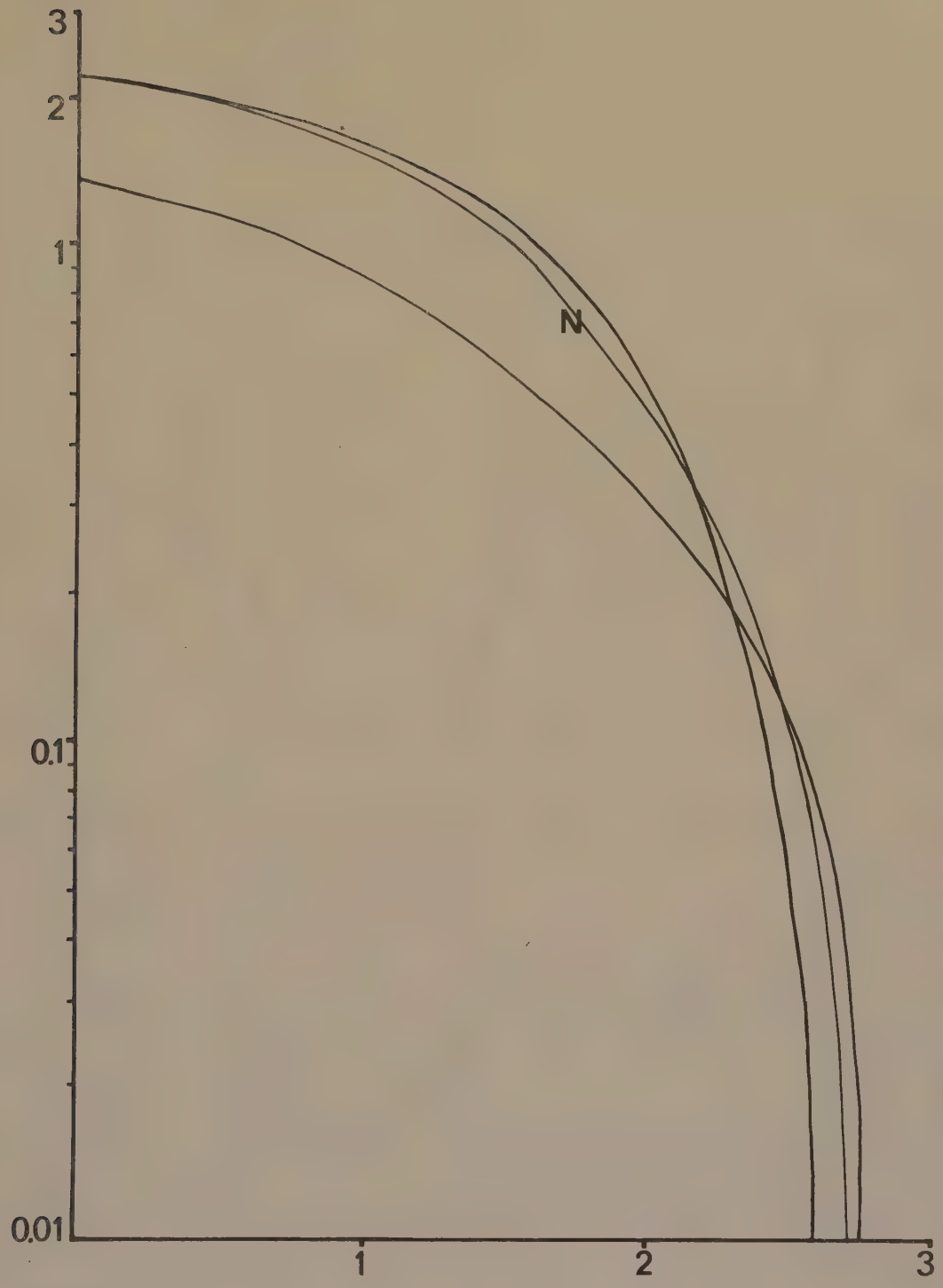
TABLEAU N° 1

CHANGEMENTS D'ECLAIREMENT.

Période d'habituation (obscurité ou lumière) (en minutes)	Durée des séquences alternativement d'obscurité ou de lumière (en minutes)	Durée totale de test (en heures)*
30	15 - 15 - 15 - 15 - 15	2 h
30	30 - 30 - 30 - 30	2 h 42
30	15 - 30 - 15 - 30	2 h 12

* Avec les passages progressifs d'une séquence à l'autre.

Dans le premier cas, on utilise un système de rideaux. La succession des séquences est enregistrée automatiquement et leur durée permet aux récepteurs de s'adapter convenablement (BURTT et CATTON, 1964 ; COSENS, 1966).



Graphique n°1

Variations logarythmiques de l'éclairement du cours du passage d'une séquence d'éclairement à l'autre (en fonction des intensités utilisées)

En abcisse : temps en minutes - En ordonnée : intensités des éclairements en logarythmes de lux - N : graphique concernant les variations de la lumière naturelle.

TABLEAU N° 2

INFLUENCE DE L'ALTERNANCE DE SEQUENCES DE LUMIERE ET D'OBSCURITE SUR L'ACTIVITE DE VOL DE *SCHISTOCERCA* EN FONCTION DE L'OCCLUSION DE PHOTORECEPTEURS.

Conditions diverses				Séquences de lumière							Séquences d'obscurité		
Qualité de l'éclairement	Intensité en lux	Récepteurs occlus	Comportement des criquets au début des séquences (activité ou inactivité)	Temps de latence précédant la réaction de vol	Pourcentage de réactions au changement d'éclairement	Durée de vol	Temps de latence précédant le début du changement de comportement	Pourcentage de réactions au changement d'éclairement	Temps séparant le début du changement d'éclairement et la diminution maximum du vol ou son arrêt	Temps s'écoulant entre l'arrêt ou la diminution maximum de vol et la reprise du vol	Latence avant la réaction de vol	Pourcentage de réactions au changement d'éclairement	Durée de vol
Artificiel	25	ocelles	Inactivité	1.46	72	6.26					2.57	66	10.23
		yeux		2.58	8	8.14					2.24	8	11.48
		oc.yeux		2.07	12	9.39					2.49	10	8.51
		contrôle		1.34	63	7.38					3.08	58	12.14
		ocelles	Activité				*	*	*				
		yeux											
		oc.yeux											
		contrôle											
	160	ocelles	Inactivité	0.56	74	4.13					5.48	72	12.10
		yeux		1.54	28	6.44					7.20	22	9.45
		oc.yeux		1.32	18	5.28					4.44	20	14.20
		contrôle		1.18	72	3.32					6.08	83	13.20
		ocelles	Activité				4.37	81	9.32	4.13			
		yeux					7.16	34	10.04	3.40			
		oc.yeux					8.10	28	8.23	3.32			
		contrôle					5.22	88	8.10	5.06			
Naturel		ocelles	Inactivité	3.06	65	9.28					4.40	74	12.30
		yeux		4.48	14	10.36					3.08	16	14.12
		oc.yeux		3.26	16	12.41					4.36	24	9.36
		contrôle		2.52	60	8.20					4.02	68	11.27
		ocelles	Activité				7.06	71	10.26	2.31			
		yeux					8.34	17	13.34	3.46			
		oc.yeux					9.16	23	14.16	2.52			
		contrôle					6.42	62	11.38	3.16			

* voir texte.

Les successions de séquences utilisées (tableau 1) permettent l'obtention de l'établissement de la lumière et de l'obscurité quand les criquets sont actifs ou inactifs. 30 à 40 mesures ont été effectuées avec 20 à 30 criquets pour chaque valeur indiquée dans les tableaux 2 et 3.

RESULTATS

L'ensemble des résultats est exposé dans le tableau 2. Les observations effectuées avec des criquets à photorécepteurs libres ont déjà été indiquées et discutées (MICHEL, 1972)*.

I - ACTIVITE DE VOL DES CRIQUETS A OCELLES OCCLUS.

La comparaison des résultats obtenus montre que manifestement, les réactions de vol des animaux à ocelles occlus ne diffèrent pas de celles présentées par ceux qui ont subi une opération à blanc.

II - ACTIVITE DE VOL DES CRIQUETS A YEUX OCCLUS.

Seuls quelques criquets réagissent comme les animaux de contrôle si la lumière est relativement faible (25 lux). Avec une intensité de 160 lux, leur nombre s'accroît (un sur quatre environ). En séquence d'éclairement, le temps de latence et la durée des vols des animaux qui réagissent sont plus importants que ceux des criquets à ocelles occlus et ceux des criquets de contrôle. En séquence d'obscurité, les réactions leur sont au contraire comparables. Les autres criquets expriment une activité de vol comparable à celle qu'ils ont à l'obscurité continue (test préalable et test de vérification) c'est-à-dire : un vol initial suivi d'un vol principal avec çà et là quelques courts vols (MICHEL, 1969).

III - ACTIVITE DE VOL DES CRIQUETS A YEUX ET A OCELLES OCCLUS.

Ces animaux ont un comportement analogue à celui des criquets à yeux seuls occlus.

---

* La valeur de la tendance à voler des animaux est telle qu'un éclairement de 25 lux est trop faible pour influer sur l'expression d'un vol en cours (MICHEL, 1972).

- Dans les cas étudiés, en lumière naturelle, les résultats sont voisins. Les criquets sont seulement moins nombreux à réagir en séquences d'éclairement. Les temps de latence et les durées de vol sont plus importants à cette lumière qui est moins inhibante et moins contraignante. L'inhibition rémanente est moins importante mais la durée de vol à l'obscurité reste du même ordre de grandeur qu'avec l'emploi de la lumière au tungstène. Ces faits ont déjà été observés et discutés (MICHEL, 1970 a, 1972).

IV - VITESSE MOYENNE DU VOL EN DIVERSES CONDITIONS D'ECLAIREMENT ET SELON L'ETAT DES PHOTORECEPTEURS.

Les vitesses ont été mesurées directement sur les enregistrements étalonnés. Les résultats sont indiqués dans le tableau 3. Pour une tendance au vol donné, les vitesses moyennes de déplacement en vol de *Schistocerca* ne varient pas. Elles ne dépendent pas de la qualité ni de la quantité de lumière reçue. Elles ne varient pas davantage en fonction des photorécepteurs mis en jeu.

TABLEAU N° 3

VITESSE MOYENNE DU VOL DE CRIQUETS SOUMIS A DIVERSES CONDITIONS D'ECLAIREMENT. LES RECEPTEURS SONT OCCLUS PARTIELLEMENT OU EN TOTALITE.
(en cm/sec)

Photorécepteurs occlus	Lumière artificielle				Lumière naturelle	
	obscurité	25 lux	obscurité	160 lux	obscurité	160 lux
Ocelles	155	163	176	160	161	173
Yeux	161	154	162	164	178	151
Yeux et ocelles	170	165	152	166	156	160
Animaux de contrôle	157	166	172	164	165	171

DISCUSSION

Chez *Schistocerca*, les ocelles au contraire des yeux n'interviennent pas dans l'induction à l'activité de vol ou sa cessation dans les situations d'éclairement étudiées ici. Les criquets réagiraient ainsi différemment à l'occlusion de photorécepteurs selon qu'ils se déplacent en volant ou en marchant. En effet, dans ce dernier cas, *Locusta* ne se déplace plus si ses ocelles sont recouverts d'un vernis noir (CASSIER, 1965). Chez *Schistocerca*, ce principe est moins strict puisque l'occlusion des ocelles ne fait que diminuer sa vitesse de marche (GOODMAN, 1970).

Nos résultats montrent que ce ne serait pas, comme le suggère ALBRECHT (1967) en s'appuyant sur des résultats obtenus par HOYLE (1955), une diminution de stimuli photiques au niveau des ocelles qui provoquerait l'envol de criquets de populations dispersées après le coucher du soleil, mais une diminution d'excitation oculaire. Nous précisons ici, que la vitesse moyenne de vol de *Schistocerca* ne dépend pas plus des photorécepteurs mis en jeu que de l'éclairement. Ces observations peuvent difficilement être discutées avec celles de BAYRAMOGLU-ERGENE (1964), car cet auteur rapporte que l'occlusion des ocelles diminue la vitesse de vol tandis que celle des yeux ne modifie rien sur la base de l'inhibition du vol à l'obscurité. Cette base est absolument inexacte, en effet, le développement de l'activité de vol à l'obscurité a été rigoureusement démontré (RICHARD, 1958 ; MICHEL, 1969, 1970 a, b, c, 1971 a, b, 1972). Mais les travaux de GOODMAN (1968) apportent des précisions sur le rôle des photorécepteurs lors de rapides obscurcissements (moins de 10 secondes) ; la réaction d'accroissement de la vitesse de vol diminue si les ocelles sont occlus et encore bien davantage si ce sont les yeux.

Nous montrons aussi que chez *Schistocerca*, le tégument céphalique est suffisamment perméable à la lumière pour permettre éventuellement l'expression d'un comportement subnormal à diverses situations d'éclairement, les photorécepteurs étant occlus. La sensibilité de centres nerveux ou de photorécepteurs peut être mise en cause. Ainsi, les variations individuelles de la sensibilité des yeux sont considérables : leur seuil d'adaptation peut varier de 1 à 10 pour la lumière et de 1 à 30 pour l'obscurité (COSENS, 1966). Il est difficile de supprimer tout passage de lumière à travers le

tégument que ce soit en utilisant des éclairements inférieurs à 25 lux à cause des vols spontanés épars qui rendent aléatoire la lecture des enregistrements soit en opacifiant la capsule céphalique (MEDIONI, 1961) étant donné la présence d'organes cervicaux aérosensibles (WEIS-FOGH, 1949 ; GUTHRIE, 1966 ; SVIDERSKY, 1967).

REFERENCES

ALBRECHT F.O. (1967) - Polymorphisme phasaire et Biologie des acridiens migrateurs. *Masson Ed. Paris.*

BAYRAMOGLU ERGENE S. (1964) - Untersuchungen über den einfluss der ocellen auf die fluggeschwindigkeit der wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria. Zeitsch. Vergl. Physiol.* 48, 467-480.

BURTT E.T. et CATTON W.T. (1964) - Potential changes in the eye and optic lobe of certain insects during light and dark adaptation. *J. Insect. Physiol.* 10, 865-886.

COSENS D.J. (1966) - Visual sensitivity in the light and dark adapted compound eye of the desert locust. *J. Insect. Physiol.* 12, 871-890.

GOODMAN L.J. (1968) - Interaction between ocellar and compound eye visual units in *Schistocerca gregaria. Proc. 13ème Int. Congr. Entomology. Moscou.*

GOODMAN L.J. (1970) - The structure and function of the insect dorsal ocellus. In advances in *Ins. Physiol. Acad. Press.* 7, 97-195.

GUTHRIE D.M. (1966) - The function and fine structure of the cephalic airflow receptor in *Schistocerca gregaria. J. Cell. Sc.* 1, 463-470.

HASKELL P.T. (1957) - The influence of flight noise on behaviour in the desert locust *Schistocerca gregaria.* (Forsk). *J. Insect. Physiol.* 1, 52-75.

HASKELL P.T. (1959) - Physiology of some sensitive receptors of the desert locust. *15 th. Int. Congr. Zool. London 1958,* 960-961.

HOYLE G. (1955) - Functionning of the insect ocellar nerve. *J. Exp. Biol.* 32, 397-407.

MEDIONI J. (1961) - Le problème de l'existence d'un sens dermatoptique chez les insectes. *Psychol. Franc.* 1, 11-20.

MICHEL R. (1969) - Etude au laboratoire des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Rev. Comp. An.* 3, 46-65.

MICHEL R. (1970 a) - Etude au laboratoire de l'influence de la lumière et de la température sur la tendance au vol du criquet pélerin *Schistocerca grégaria* (Forsk). *Rev. Comp. An.* 4, 3-21.

MICHEL R. (1970 b) - Etude expérimentale des variations de la tendance au vol chez le criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé isolément pendant plusieurs générations. *Ins. Soc.* 1, 21-38.

MICHEL R. (1970 c) - Etude expérimentale de l'activité maximum de vol journalière du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé en groupe ou en isolement. *Behav.* 4, 286-299.

MICHEL R. (1971 a) - Influence du groupement en essaim artificiel sur la tendance au vol du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Behav.* 1, 58-72.

MICHEL R. (1971 b) - Variations des capacités de réponse "vol continu" exprimées par le criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) en fonction de l'âge au premier test. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272, 1297-1300.

MICHEL R. (1972) - Influence de la lumière et de l'obscurité sur l'induction au vol et sa cessation chez le criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forskal) élevé en isolement ou en groupes denses. Sous presse.

RICHARD G. (1958) - Contribution à l'étude du phototropisme des insectes au cours de leur vol. *Cong. Int. Entomol. Montréal (1956)* 2, 571-575.

SVIDERSKY V.L. (1967) - Afferent mechanisms of the maintenance of flight in Locusts. *Symp. Neurobiol. Invert.* 479-485.

WEIS-FOGH T. (1949) - An aerodynamic sense organ stimulating and regulating flight in Locusts. *Nature Lond.* 164, 873-874.

YINON V., SHULOV A. et TSVILICH R. (1971) - Audition in the desert locust. Bahavioural and neurophysiological studies *J. Exp. Biol.* 3, 713-726.

RESUME

Des *Schistocerca gregaria* mâles élevés en groupes denses sont testés sur des manèges individuels animés par leurs seuls battements d'ailes et isolés dans des enceintes. Les criquets sont soumis à des séquences alternativement lumineuses ou obscures (lumière naturelle ou artificielle). Les passages d'une séquence à l'autre sont progressifs (3 minutes environ).

Chez *Schistocerca*, Les ocelles au contraire des yeux n'interviennent pas dans l'induction à l'activité de vol ou sa cessation dans les situations alternativement d'obscurité ou d'éclairement étudiées ici.

La vitesse moyenne de vol ne dépend pas plus des photorécepteurs mis en jeu que de l'éclairement. Dans certaines conditions, le tégument céphalique est suffisamment perméable à la lumière pour intervenir dans l'activité de vol quand les photorécepteurs sont occlus.

Les criquets réagiraient différemment à l'occlusion des photorécepteurs selon qu'ils se déplacent en marchant ou en volant.

note n° 9

EPREUVE

4757—ENDO 1330 (18-3) (Tables 0; Figures 2) (NM)—(A) GAL 1 24
R. MICHEL Glandes prothoraciques et Vol des Criquets—
GENERAL AND COMPARATIVE ENDOCRINOLOGY ■, ■-■ (1972)

Etude expérimentale de l'influence des glandes prothoraciques sur l'activité de vol du Criquet Pélerin *Schistocerca gregaria*

R. MICHEL

Laboratoire d'Ethologie, Faculté des Sciences, 35 Rennes, France

Reçu le 29 juillet 1971

The influence of the prothoracic glands upon the flight activity of male desert locusts, *Schistocerca gregaria* (Forsk.), bred in high density groups, has been studied on individual roundabouts, in darkness, and without any stimulus. Implantation of a pair of large prothoracic glands from 5-day-old adults bred in isolation for at least three generations results on day 6 in a decrease of about 55% of the time spent flying by animals which were previously able to fly 9 hr nonstop. The effect may be felt for about 9 days. A pair of identical glands implanted in animals capable only of intermittent flights, about 30 min in all, reduces very rapidly their flight activity to mere reactions of escape (at the beginning of the tests with the roundabouts). The inhibitory action lasts for 12 days. A pair of prothoracic glands from 5-day-old individuals bred in high density groups do not perturb the expression of flight in locusts capable of sustained flight, but decrease by one-third the flight capacity of animals with small flight tendency. This inhibitory action is felt for 8 days. The possible reasons for the disappearance of the inhibitory effect of the glands are discussed.

Après la mue imaginale, les glandes prothoraciques dégénèrent à de rares exceptions près chez les insectes ptérygotes. Elles persistent chez des acridiens migrateurs de phase solitaire, tels *Locusta migratoria migratorioides* (Reiche et Farmaire) et *Schistocerca gregaria* (Forskal) (Carlisle et Ellis, 1959). Chez ces acridiens, elles persistent aussi momentanément chez certains individus groupés mais plus longtemps chez *Schistocerca* que chez *Locusta* (Carlisle et Ellis, 1959, 1962), la durée de leur maintien étant fonction de la température, de l'hygrométrie ~~et~~ de la photopériode (Albrecht et Cassier, 1965 ; Cassier et Fain-Maurel, 1970).

On différencie nettement dans la nature (Uvarov, 1928; Kennedy, 1939 ; Ellis et Ashall, 1957) ou au laboratoire (Ellis, 1959, 1962, 1964) les larves de phase solitaire des larves de phase grégaire par la faible tendance à marcher des premières. De plus, Edney (1937), Ellis (1951), Phipps (1963) et J. Haskell (1966) observent que l'activité des larves au laboratoire est maximum au milieu d'un stade mais diminue aux approches de la mue. Enfin les électrophysiologistes (Haskell et Moorhouse, 1963) n'ont pas trouvé de différences au niveau des ~~/des/~~ récepteurs sensoriels chez les deux phases. On est ainsi amené avec Ellis et Pearce (1962) à penser que les différences d'activité locomotrice entre les larves des deux phases peuvent être plus ou moins correlées au fonctionnement des glandes prothoraciques (appelées aussi "glandes ventrales"). En effet, si Haskell et Moorhouse (1963) et Haskell *et al.* (1965) ont observé électrophysiologiquement que l'hormone de mue déprime le système moteur des pattes métathoraciques, Carlisle et Ellis (1959, 1962, 1963) prouvent le même effet inhibiteur des glandes prothoraciques sur l'activité globale de marche des larves, et Haskell (1962), Haskell *et al.* (1962) et Haskell et Roscow (1963) observent que les réactions locomotrices à divers stimuli sont moins nombreuses et moins rapides chez les larves élevées isolément. Cependant, aucune étude con-

cernant l'influence possible des glandes prothoraciques sur l'activité de vol des adultes n'a été faite.

MATÉRIAL ET MÉTHODE

Les conditions générales d'élevage des criquets, les manèges individuels ($D = 130$ cm) et l'enregistrement du vol basé sur le principe de l'anémomètre thermique ont déjà été décrits (Michel, 1969). Rappelons simplement que les tests ont lieu dans des enceintes isolées, à l'obscurité, à 35° et sans aucun stimulus. Les déplacements des criquets sont dûs à leurs seuls battements d'ailes.

Nous n'employons que des criquets mâles issus d'élevages groupés. Les sujets sont testés au cours de trois suspensions de une heure aux manèges à l'âge de 14, de 17 et de 20 jours. Nous expérimentons uniquement avec ceux d'entre eux qui volent sans arrêt pendant ces tests et ceux qui, chaque fois, volent de façon intermittente pendant 30 minutes environ. Des expériences antérieures ont montré que ces tests permettaient de connaitre la valeur générale de la tendance au vol des criquets (Michel, 1969, 1971a). Nous n'utilisons pas d'animaux à niveau d'activité intermédiaire. L'implantation d'une paire de glandes prothoraciques prélevée sur des animaux âgés de 5 jours et provenant d'élevage groupés ou isolés a lieu dans la cavité abdominale juste après le 3ème test à l'âge de 20 jours. Sont seules implantées, d'une part de grosses glandes blanches d'animaux élevés isolément depuis, au moins, trois générations, d'autre part les glandes blanchâtres les plus développées que l'on puisse trouver sur les individus élevés en groupes denses. Les animaux de contrôle reçoivent un fragment de muscle.

Dix animaux de contrôle et dix animaux opérés sont suspendus aux manèges deux jours après ce 3ème test, 20 autres sujets quatre jours après ce 3ème test et ainsi de suite jusqu'au 14ème jour afin de connaitre de deux jours en deux jours l'évolution de l'influence possible des glandes. Les criquets sont ici décrochés des manèges une heure après qu'ils aient cessé de voler.

RÉSULTATS

A. *Animaux capables de vols soutenus*

a. *Ayant reçu une implantation d'une paire de glandes prothoraciques de criquets élevés en isolement*

La durée des vols décroit régulièrement après le 2ème jour qui suit l'implantation et atteint un minimum le 6ème jour. La durée de vol est alors réduite de 55% (Fig. 1) : contrôles 9h24 ± 1h47, opérés 4h12 ± 1h29,[1] $P < 0{,}001$.[2] Les vols augmentent ensuite de durée plus rapidement qu'ils n'ont diminué et atteignent une valeur voisine de celle des témoins 10 jours environ après l'implantation.

[1] Test t de Student.

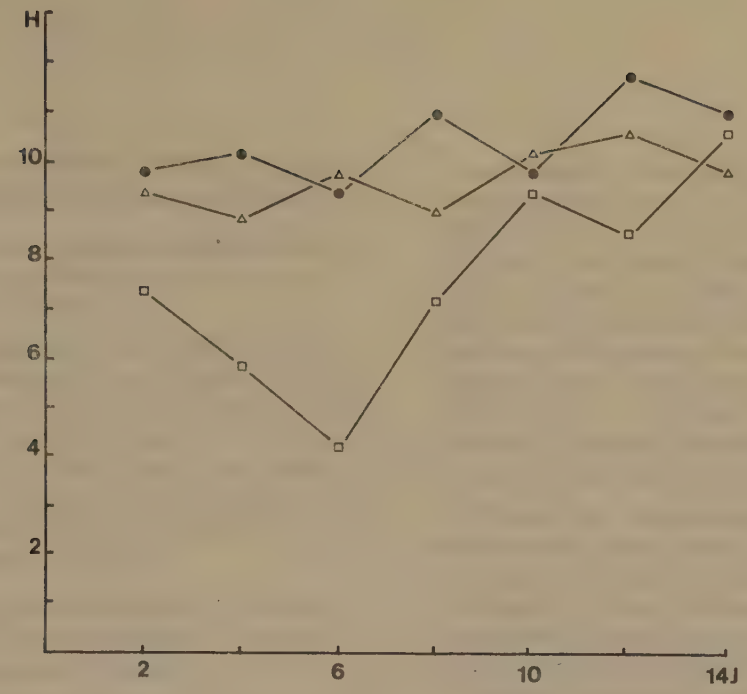
[2] Ecart type (déviation standard).

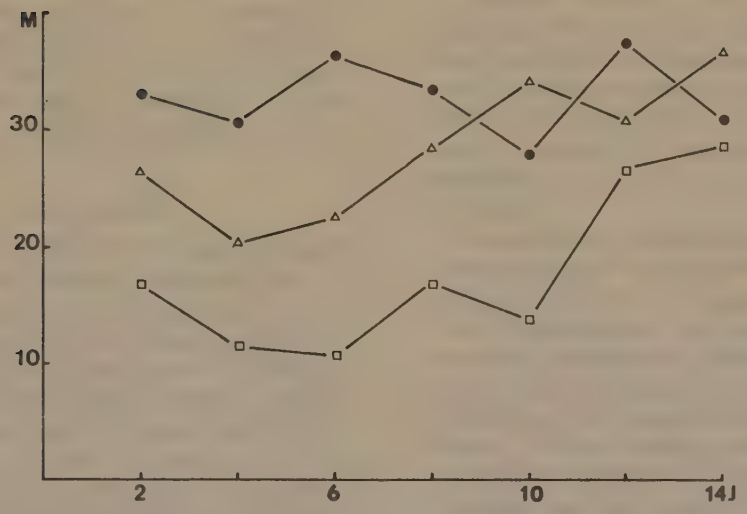
FIGS. 1 ET 2. Influence d'implants de glandes prothoraciques sur l'activité de vol de *Schistocerca gregaria* mâles ayant un potentiel de vol d'une dizaine d'heures de vol soutenu (Fig. 1), de 30 minutes de vol intermittent (Fig. 2).

En ordonnées : durées des vols des animaux testés sur les manèges en heures (H) ou en minutes (M). En abscisses : intervalles de temps (en jours) séparant le jour d'implantation de ceux des tests aux manèges. Animaux de contrôle, ● ; animaux ayant reçu une paire de glandes d'adultes de 5 jours élevés en groupes denses, △ ; élevés isolément depuis, au moins, 3 générations □.

b. *Ayant reçu une implantation d'une paire de glandes prothoraciques de criquets élevés en groupes denses*

De toute évidence, l'implantation de ces glandes ne perturbe pas l'expression du vol (Fig. 1).





Figures 1 et 2 - Influence d'implants de glandes prothoraciques sur l'activité de vol de *Schistocerca gregaria* mâles ayant un potentiel de vol d'une dizaines d'heures de vol soutenu (Fig.1), de 30 minutes de vol intermittent (Fig.2).

En ordonnées : Durées des vols des animaux testés sur les manèges en heures (H) ou en minutes (M).

En abscisses : Intervalles de temps (en jours séparant le jour d'implantation de ceux des tests aux manèges. Animaux de contrôle, ● ; animaux ayant reçu une paire de glandes d'adultes de 5 jours élevés en groupe dense, △ ; élevés en isolement depuis, au moins, 3 générations □ .

B. *Animaux capables de voler de façon intermittente pendant 30 minutes*

a. *Ayant reçu une implantation d'une paire de glandes prothoraciques de criquets élevés en isolement.*

Dès le deuxième jour, le temps de vol est diminué des deux tiers (contrôles 31′ ± 8,1 ; opérés 11′ ± 6,3, $P < 0{,}001$). Il se réduit bientôt essentiellement à une réaction de fuite à l'accrochage. Le vol reprend une durée analogue à celle des animaux de contrôle aux environs du 12ème jour qui suit l'implantation (Fig. 2).

b. *Ayant reçu une implantation d'une paire de glandes prothoraciques de criquets élevés en groupes denses*

L'influence des implants se manifeste du 3ème au 7ème jour environ. L'activité de vol est diminuée du tiers : contrôles 31′ ± 8,1, opérés 20′30 ± 5,1, $P < 0{,}01$.[2] 8 jours après l'implantation, les durées de vol sont comparables à celles des animaux de contrôle (Fig. 2).

DISCUSSION

L'étude des effets de la pérennité postimaginale des glandes prothoraciques de *Schistocerca gregaria* élevé isolément ou en groupe permet de compléter les observations menées sur des larves (Carlisle et Ellis, 1959, ~~1961~~ 1962, 1963), Haskell (1962), Haskell *et al.* (1962, 1963, 1965). Elle permet en plus de préciser un des facteurs susceptibles d'agir sur le degré de mobilité des adultes dont on sait qu'il représente un caractère important de l'état phasaire (Uvarov, 1962, 1966). En effet, dans la nature, les individus de phase très dispersée volent très peu (Rao, 1937, 1964 ; Kennedy, 1939 ; Roffey, 1963 ; Waloff, 1963 ; Botha et Jansen, 1969) au contraire de ceux qui constituent les essaims (Uvarov, 1928 ; Régnier, 1931 ; Kennedy, 1951 ; Rainey, 1963).

Les résultats présentés ici établissent la concomitance entre une variation de la tendance au vol et le niveau d'activité d'implants de glandes prothoraciques. Les glandes relativement développées que l'on peut trouver jusqu'au 10éme jour environ chez un certain nombre d'animaux élevés en groupes denses n'ont aucun effet sur des sujets aptes au vol soutenu mais elles diminuent pendant quelques jours la durée de vol des animaux capables de vols intermittents peu importants. Cette activité postimaginale des glandes prothoraciques de certains individus élevés en groupe, est à rapprocher des résultats obtenus par Staal (1961) sur la mue et la morphogénèse de *Locusta* avec des glandes prélevées indifféremment chez des larves de stade 5 ou de jeunes imagos Des grosses glandes d'animaux élevés isolément depuis au moins trois générations diminuent momentanément de 55% la durée de vol soutenu des premiers et réduisent pendant plusieurs jours l'activité de vol des seconds à des réactions de fuite à l'accrochage aux manèges.

La levée de l'inhibition induite par les implantations de glandes prothoraciques chez les animaux est, sans doute, dûe à leur dégénérescence car même en ce qui concerne les animaux aptes au vol continu on ne peut guère invoquer l'effet d'une accumulation du potentiel de vol (Michel, 1971a). Celle-ci explique simplement l'augmentation progressive des performances fournies par les animaux de contrôle au cours de la durée des expériences.

Les glandes prothoraciques observées dans la cavité abdominale des animaux après les tests sont dégradées ; souvent il n'a pas été possible de les retrouver.

L'évolution postimaginale des glandes prothoraciques chez les animaux élevés isolément ou en groupe dense suggère que s'il existe comme chez *Locusta* un système cérébral antagoniste contrôlant leur activité (Carlisle et Ellis, 1968) celui-ci les inhibe plus rapidement chez les mâles. Une enzyme inactivante peut aussi provenir du corps gras comme chez *Calliphora* (Karlson et Bode, 1969). En fait, les mécanismes chimiques d'inactivation de l'ecdysone sont encore mal connus. Quoiqu'il en soit les facteurs de dégradation agissent plus activement chez les mâles ; en effet, si ceux-ci sont un peu plus nombreux que les femelles à posséder des glandes prothoraciques relativement développées après la mue imaginale (Michel, 1971b) elles dégénèrent plus vite chez eux, ce qui est en accord avec les observations de Carlisle et de Ellis (1959).

L'augmentation progressive de la durée des vols chez les criquets groupés ou chez les criquets isolés va dans le sens d'une diminution de l'influence de ces glandes. Ceci s'observe aussi bien dans la nature (Rao, 1937 ; Kennedy, 1939, 1951 ; Roffey et Popov, 1968) qu'au laboratoire (Michel, 1969, 1970b,c). Cependant la succession de périodes de faible et de forte tendance au vol de même que la persistance de performances réduites chez des animaux isolés et chez certains animaux groupés dont les glandes prothoraciques sont complètement dégénérées (Michel, 1970d) indiquent que la teneur en ecdysone (Butenandt et Karlson, 1954) de l'hémolymphe ne constitue qu'un des facteurs dont peut dépendre le degré de mobilité du Criquet Pélerin. L'action de cette substance sur la tendance au vol des criquets est actuellement en cours d'étude au laboratoire.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Mme Papillon de nous avoir aimablement fourni des oothèques pour compléter notre élevage d'animaux isolés.

RÉFÉRENCES

ALBRECHT, F. O., ET CASSIER, P. (1965). Influence de la photopériode et de la température sur les élevages de *Locusta migratoria migratorioides* (R et F), phase grégaire. *C. R. Acad. Sci.* **260**, 6449–6451.

BOTHA, D. M., ET JANSEN, A. (1969). Night flying by brown locusts *Locustana pardalina* (Walker). *Phytophylactica* **1**, 79–92.

BUTENANDT, A., ET KARLSON, P. (1954). Uber die Isolierung eines Metamorphosehormons der Insekten in Kristallisierter Form. *Z. Naturforsch. B* **9**, 389–391.

CARLISLE, D. B., ET ELLIS, P. E. (1959). La persistance des glandes ventrales céphaliques chez les criquets solitaires. *C. R. Acad. Sci.* **249**, 1059–1060.

CARLISLE, D. B., ET ELLIS, P. E. (1962). Endocrine glands and phase in Locusts. *4è Congr. Union Int. Etud. Ins. Soc. Pavia 1961*, Vol. 10, pp. 219–224.

CARLISLE, D. B., ET ELLIS, P. E. (1963). Prothoracic gland and gregarious behaviour in Locusts. *Nature (London)* **200**, 603–604.

CARLISLE, D. B., ET ELLIS, P. E. (1968). Hormonal inhibition of the prothoracic gland by the brain in Locusts. *Nature (London)* **220**, 706–707.

CASSIER, P., ET FAIN-MAUREL, M. A. (1970). Contrôle plurifactoriel de l'évolution postimaginale des glandes ventrales chez *Locusta migratoria* L. Données expérimentales et infrastructurales. *J. Insect Physiol.* **16**, 301–318.

EDNEY, E. B. (1937). A study of spontaneous locomotor activity in *Locusta migratoria migratorioides* (R et F) by the actograph method. *Bull. Entomol. Res.* **28**, 243–278.

ELLIS, P. E. (1951). The marching behaviour of hoppers of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R et F) in the laboratory. *Anti-Locust Bull.* **7**, 1–46.

ELLIS, P. E. (1959). Some factors influencing phase characters in the nymphs of the Locust. *Locusta migratoria migratorioides*. *Insectes Soc.* **6**, 21–39.

ELLIS, P. E. (1962). Innate and learned behaviour patterns that lead to group formation in locust hoppers. *Anim. Behav.* **10**, 305–318.

ELLIS, P. E. (1964). Changes in marching of locusts with rearing conditions. *Behaviour* **23**, 193–202.

ELLIS, P. E., ET ASHALL, C. (1957). Field studies on diurnal behaviour movement and aggregation in the Desert Locust, *Anti-Locust Bull.* **25**.

ELLIS, P. E., ET PEARCE, A. (1962). Innate and learned behaviour patterns that lead to group formation in locust hoppers. *Anim. Behav.* **10**, 305–318.

HASKELL, J. (1966). The development of gregarious behaviour in hatchling hoppers. *Anim. Behav.* **14**, 192.

HASKELL, P. T. (1962). Sensory influence on phase change in locusts. *Colloq. Int. Cent. Nat. Rech. Sci.* **114**, 145–159.

HASKELL, P. T., ET MOORHOUSE, J. E. (1963). A blood borne factor influencing the activity of the central nervous system of the Desert Locust. *Nature (London)* **197**, 56–58.

HASKELL, P. T., ET ROSCOW, J. M. (1962). Résultats non publiés cités par Haskell et Moorhouse (1963).

HASKELL, P. T., PASKIN, M. W. J., ET MOORHOUSE, J. E. (1962). Laboratory observations on factors affecting the movements of hoppers of the Desert Locust. *J. Insect Physiol.* **8**, 53–78.

HASKELL, P. T., CARLISLE, D. B., ELLIS, P. E., ET MOORHOUSE, J. E. (1965). Hormonal influences in locust marching behaviour. *Proc. Int. Congr. Entomol. 12th, London, 1964*, pp. 290–291.

KARLSON, P., ET BODE, C. (1969). Die Inaktivierung des Ecdysons bei des Schmeissfliege *Calliphora erythrocephala* Meigen. *J. Insect Physiol.* **15**, 111–118.

KENNEDY, J. S. (1939). The behaviour of the desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in an outbreak centre. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* **89**, 385–542.

KENNEDY, J. S. (1945). Observations on the mass migration of desert locust hoppers. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* **95**, 247–262.

KENNEDY, J. S. (1951). The migration of the Desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). I. The behaviour of swarms. II. A theory of long-range migration. *Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B* **235**, 163–290.

MICHEL, R. (1969). Etude expérimentale de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le Criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Rev. Comp. Anim.* **3**, 46–65.

MICHEL, R. (1970a). Etude expérimentale de l'influence de la lumière et de la température sur la tendance au vol du Criquet Pélerin (*Schistocerca gregaria* Forsk.). *Rev. Comp. Anim.* **4**, 3–21.

MICHEL, R. (1970b). Etude expérimentale des variations de la tendance au vol chez le Criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé isolément pendant plusieurs générations. *Insect Soc.* **1**, 21–38.

MICHEL, R. (1970c). Etude expérimentale de l'activité maximum de vol journalière du Criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé en groupe ou en isolement. *Behaviour* **4,** 286–299.

MICHEL, R. (1970d). Non publié.

MICHEL, R. (1971a). Variations des capacités de réponse "vol continu" exprimées par le criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) en fonction de l'âge du premier test. *C. R. Acad. Sci. Ser. D* **272,** 1297–1300.

MICHEL, R. (1971b). Non publié.

PHIPPS, ■. (1963). Laboratory observations on the activity of Acridoidea. *J. Insect Physiol.* **9,** 531–543.

RAINEY, R. C. (1963). Meteorology and the migration of Desert Locusts W.M.O. 138 T P 64. *Anti-Locust Mem* **7,** 1–115.

RAO, Y. R. (1937). A study of migration among the solitaries of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *C. R. 4e Conf. Int. Rech. Antiracrid, Le Caire, 1936,* app. 10.

RAO, Y. R. (1964). Some thoughts on the solitaria phase of Locusts. *Indian J. Entomol.* 293–296.

REGNIER, P. R. (1931). Les invasions d'Acridiens au Maroc de 1927 à 1931. *Direc. Gen. Afr. Def. Cult. Rabat,* **3.**

ROFFEY, J. (1963). Observations on night flight in the Desert locust *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Anti-Locust Bull* **39.**

ROFFEY, J., ET POPOV, G. (1968). Environmental and behavioural processes in a Desert Locust Outbreak. *Nature (London)* **219,** 446–450.

STAAL, G. B. (1961). Studies on the physiology of phase induction in *Locusta migratoria migratorioides.* Thèse, Wageningen.

UVAROV, B. (1928). Locusts and grasshoppers, a handbook for their study and control. *London Imp. Bur. Entomol.* **13.**

UVAROV, B. (1962). Allocution de la séance de cloture. *Colloq. Int. Cent. Nat. Rech. Sci.,* **114.**

UVAROV, B. (1966). "Grasshoppers and Locusts, a Handbook of General Acridology." Cambridge Univ. Press, London and New York.

WALOFF, Z. (1963). Field studies on solitary and *transiens* desert locusts in the Red Sea area. *Anti-Locust Bull.* **40,** 1–93.

note n° 10

EPREUVE

Ann. Soc. ent. Fr. (N. S.) 8 ( ), 1972, 111 à

INFLUENCE DE L'ABLATION DES CORPORA ALLATA SUR L'ACTIVITÉ DE VOL SOUTENU DU CRIQUET PÈLERIN *SCHISTOCERCA GREGARIA*

PAR

R. MICHEL

Divers chercheurs ont étudié le rôle éventuel des Corpora allata sur l'activité des Criquets. ODHIAMBO (1966) avec *Schistocerca gregaria* et STRONG (1968a) avec *Locusta migratoria migratorioides* ont cherché par la méthode actographique de BROWN & UNWIN (1961) l'effet de l'ablation des Corpora allata sur l'activité locomotrice exprimée par la marche chez les mâles adultes. Ils sont arrivés à des conclusions opposées ; ODHIAMBO montre que le taux d'activité des animaux opérés est très faible par rapport à celui des témoins ; au contraire, STRONG établit que l'activité locomotrice des opérés ne diffère pas de celle des témoins et conclut que les Corpora allata n'interviennent pas.

Mais l'activité dite générale ou spontanée étant constituée de multiples activités différentes (sexuelle, alimentaire, exploratoire...) qui toutes impliquent la marche, il est difficile de tirer des conclusions de ces éventuelles modifications quantitatives. Des expériences complémentaires sur l'activité de marche liée à chacune des composantes de l'activité globale sont indispensables.

La différence de réaction de *Schistocerca* et de *Locusta* à l'ablation des Corpora allata pourrait être due partiellement à ce que le comportement sexuel des premiers dépend totalement des Corpora allata (LOHER 1961, PENER 1965, 1967, CANTACUZÈNE 1967) alors qu'il n'en dépendrait pas complètement chez les seconds (CANTACUZÈNE 1967, STRONG 1968 *b*, CANTACUZÈNE & GIRARDIE 1970).

Les *Schistocerca* opérés ne recherchent pas de partenaire sexuel à l'inverse sans doute des mâles matures témoins isolés dans l'actographe comme le suggèrent d'ailleurs STRONG (1967 b) et PENER (1967). ODHIAMBO (1966) souligne, d'ailleurs, que les mâles « attaquent » tout objet en mouvement et suggère que « cela indique que le mécanisme nerveux réglant le comportement sexuel est à un haut degré d'excitabilité ». Dans les cages d'élevage, les animaux trouvent aisément des partenaires sexuels et se déplacent probablement bien moins que lorsqu'ils se trouvent isolés dans l'actographe. Les mâles en cage passent une grande partie de leur temps immobiles sur le dos des femelles.

(Reçu le 22 février 1971; Révisé le 4 Mars 1972)

Cependant, en ce qui concerne *Locusta migratoria migratorioides* les travaux de PENER et WAJC (1966) et de WAJC & PENER (1969) montrent que les mâles allatectomisés ont un comportement sexuel très diminué. Si donc la différence d'activité enregistrée par ODHIAMBO est due à la seule absence de comportement sexuel, cette différence devrait se retrouver au moins dans une certaine mesure dans les expériences de STRONG (1968 a), ce n'est pas le cas. Mais remarquons que STRONG teste ses animaux au cours d'une seule journée tandis que ODHIAMBO les teste pendant trois jours consécutifs. Il n'est pas illogique de penser que la privation de partenaire sexuel pouvant être très supérieure dans ce dernier cas, la recherche du partenaire serait aussi plus intense. Quoiqu'il en soit, les importantes différences de protocole et de présentation des résultats rendent difficile la comparaison directe des expériences de ces deux auteurs. Les deux Criquets étudiés réagissent d'ailleurs peut-être différemment à l'ablation des Corpora allata comme le conclut STRONG (1968 b).

Le vol étant une activité locomotrice importante chez les adultes grégaires de *Schistocerca gregaria*, il nous semble préférable d'étudier sur cette expression motrice, l'influence possible de l'ablation des Corpora allata.

WAJC et PENER (1971) effectuent ce genre d'étude sur des *Locusta* mâles avec des manèges et une soufflerie incitant les animaux à voler. Ces chercheurs montrent que les Criquets dépourvus de Corpora allata volent environ deux fois moins que ceux qui sont intacts. Les résultats semblent contradictoires avec ceux de STRONG (1968 a) sur le même criquet, mais la contradiction peut provenir de la différence des modes d'expression locomotrice : marche et vol.

Tout ceci n'exclut nullement la possibilité d'un certain réglage de l'activité locomotrice par une action sur le système nerveux central (ODHIAMBO, 1966).

TABLEAU I

Comparaison de l'activité de « vol soutenu » chez les sujets allatectomisés et chez les témoins au cours des 80 premiers jours qui suivent la mue imaginale.

	PREMIER VOL CONTINU LE 20e JOUR	PREMIER VOL CONTINU LE 30e JOUR	VOL COURT UNIQUE AVANT LE 40e JOUR	VOL TARDIF APRÈS LE 40e JOUR	ABSENCE DE VOL CONTINU
		CRIQUETS OPÉRÉS			
Durée de vol fournie au 80e j. (en heures)	20,15 ± 1,03	8,55 ± 1,06	1,35 ± 0,11	—	0
		CRIQUETS TÉMOINS			
Durée de vol fournie au 80e j. (en heures)	23,45 ± 1,16	12 ± 0,42	1,50 ± 0,08	—	0

Afin d'essayer d'éclaircir ces problèmes et sur la base de nos études préliminaires (MICHEL 1965, 1969, 1970, 1971) nous tentons ici d'apprécier l'activité de vol soutenu (1) de *Schistocerca gregaria* mâles ayant subi l'ablation des Corpora allata.

Matériel et Méthode

Les insectes opérés subissent l'ablation des corps allates 2 ou 3 jours après la mue imaginale. Les témoins ont le sac aérien occipital réséqué. Le protocole expérimental est à peu près identique à celui antérieurement décrit (MICHEL 1969). Les Criquets opérés et les témoins sont respectivement élevés en groupes denses. Après un test de contrôle du bon fonctionnement des ailes (9e jour) les Criquets sont suspendus chacun à un manège individuel (diamètre 130 cm) isolé à l'obscurité et animé seulement par leurs battements d'ailes. Le mouvement du manège est enregistré automatiquement. Aucun stimulus n'est employé. Chaque suspension a lieu tous les dix jours environ à partir de l'âge de dix jours Les expériences sont arrêtées une heure environ après toute cessation de vol; les résultats présentés ici ont été obtenus avec 192 criquets mâles. Après les expériences, l'ablation des *Corpora allata* est vérifiée chez les animaux opérés.

Résultats

Criquets opérés

Un bon nombre de criquets (25 %) présentent au cours des 80 premiers jours deux périodes de vol, traduites chacune par deux vols soutenus à dix jours d'intervalles. Pour la première période (20e et 30e jour) la durée de chacun des vols est de 6 h environ pour la seconde période (50e à 60e jour) le premier vol dure un peu plus de 7 h, le suivant est très court. Au 80e jour, ces mâles ont volé pendant 20 h environ.

Un petit nombre de Criquets (12 %) n'expriment pas de vol soutenu avant la 3e suspension, soit au 30e jour, les vols sont de courte durée (3 h). Ces criquets volent également pendant une seconde période dont le maximum s'exprime le 70e jour (3 h 40) alors que le 80e jour le vol est très court. Leur durée de vol au 80e jour est au total de 9 h.

Une autre partie des Criquets étudiés (34 %) ne volent jamais de façon continue.

Entre ces deux types de réaction : vol continu relativement précoce et intense d'une part, aucun vol continu d'autre part, se placent les comportements suivants :

a) Environ 20 % des animaux ne volent pas avant le 40e jour au moins et présentent des réactions d'interprétation difficile : certains peuvent voler pendant un temps important (19 h) lors d'un seul test; d'autres volent en quantité variable répartie sur plusieurs tests pouvant être séparés par 10 à 40 jours.

b) Des animaux (6 %) volent avant le 40e jour, mais très peu (1 à 3 h) et une seule fois le plus souvent.

---

(1) Selon la terminologie utilisée en 1969, le vol soutenu consiste en une activité de vol limitée dans le temps, mais sans arrêt au cours de son expression. Nous avons montré que des criquets suspendus pendant deux heures tous les deux jours, présentent au cours du vieillissement une alternance de périodes de grande activité de vol (vol soutenu) et faible activité de vol (suite de vols de durée variable). Pour simplifier l'exposé, nous ne parlerons que du vol soutenu et le terme de vol en sera toujours synonyme.

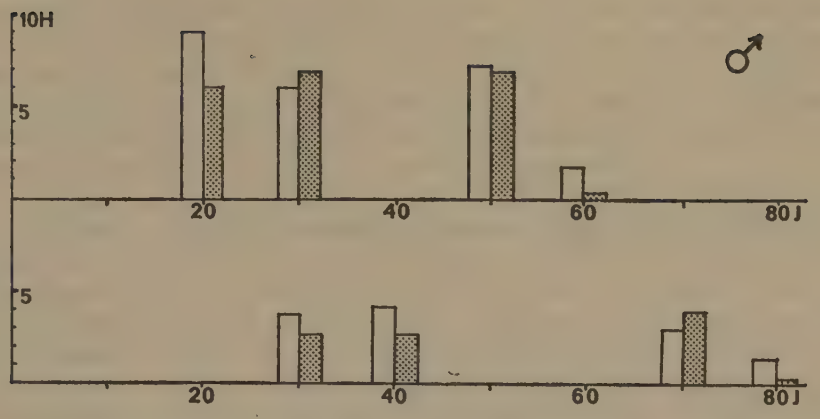


Fig., *en ordonnée :* durée de vol soutenu exprimée en heures; *en abscisse :* âge des criquets exprimé en jours.
En blanc; témoins; en grisé : opérés.

Discussion

L'analyse comparative de l'ensemble des résultats présentés ici montre les faits suivants : chez les opérés comme chez les témoins, un tiers environ des Criquets étudiés est capable de vols continus exprimés (dans nos conditions de tests) par des périodes successives d'activité. Sur les critères uniquement quantitatifs exprimés en pourcentage d'individus, il nous paraît possible d'assimiler les témoins et les opérés volant à une même catégorie de la population. Si une telle hypothèse est valable, l'ablation des Corpora allata n'aurait pas de conséquences sur la forme des vols successifs ni sur leur répartition temporelle. Elle restreindrait la précocité du vol chez les opérés : le premier vol continu de la première période est nettement supérieur au second, chez la plupart des témoins alors que c'est l'inverse chez les opérés. D'autre part, la durée totale de vol au cours de nos expériences, appréciée au 80e jour, est souvent supérieure chez les témoins. L'allatectomie diminuerait les performances des animaux en fonction inverse de leur tendance à voler : 14 % chez les bons voiliers et 25 % chez les autres.

Dans un cas comme dans l'autre, le tiers environ des criquets étudiés n'expriment aucun vol continu et l'allatectomie ne semble rien changer aux capacités de vol de ce type d'individus.

Les animaux aptes à voler de façon soutenue le 20e jour ou qui présentent un seul vol court avant le 40e jour sont moins nombreux chez les opérés au contraire de ceux qui ne volent pas avant le 30e jour ou bien qui ont un vol court après le 40e jour. Tout se passe comme si l'absence de corps allates retardait l'établissement du vol continu.

Nos observations sur le vol de *Schistocerca* et les observations actographiques d'Odhiambo (1966) sembleraient montrer que ce criquet réagit à l'ablation des Corpora allata à l'inverse de *Locusta migratoria migratorioides*, étudié par Strong (1968 *a*) et par Wajc et Pener (1971). Ces glandes auraient en effet un grand rôle dans l'activité générale exprimée par des déplacements au sol, mais un rôle moins important dans l'activité de vol.

La différence d'effet présente dans les résultats d'Odhiambo (1966) et les nôtres, peut être due à ce que la marche n'est pas régie de la même façon que le vol. Elle peut tenir aussi à ce que l'activité mesurée en actographe est complexe comme nous l'avons déjà souligné. Comme chez *Schistocerca* les Corpora allata jouent un rôle décisif dans l'expression de l'activité sexuelle, leur ablation supprimerait essentiellement sans doute la partie de l'activité motrice correspondant à la recherche du partenaire.

Notre mesure comparative entre opérés et témoins serait plus caractéristique de la capacité locomotrice fondamentale. Le protocole expérimental employé par Wjac et Pener (1971) est très différent du nôtre, puisque nous n'obligeons les criquets à voler par aucun stimulus. De plus, la durée de nos tests n'est pas limitée à trente minutes. On ne peut donc comparer directement les résultats obtenus. Néanmoins étant donné que les animaux utilisés par ces auteurs n'ont pas une grande tendance au vol puisqu'il est nécessaire d'employer une soufflerie pour les inciter à voler, les résultats concorderaient avec ceux qu'ils obtiennent puisque dans nos expériences les animaux qui ont une faible tendance au vol, sont ceux qui réagissent le plus à l'absence de Corpora allata. Il est également possible que le vol soit réglé différemment chez les deux criquets étudiés.

Nos observations permettent de penser que les Corpora allata ne sont pas impliqués fondamentalement dans le mécanisme de commande de l'activité de vol de *Schistocerca*. Le mécanisme est d'ailleurs complexe comme nous le montrerons prochainement.

SUMMARY

R. Michel : Influence of allatectomy on the sustained flight potential of the desert locust, *Schistocerca gregaria*.

The presence of the Corpora allata is not absolutely necessary for *Schistocerca gregaria's* sustained flying possibilities to establish themselves - For males desert locusts it seems that better their flying tendency, the less they are upset after removal of the *Corpora allata*. Nevertheless, the absence of these glands for a certain number of insects can either delay the beginning of the continuous flying period or shorten it's length.

The flying time is retained in great part by operated locusts, during the first 80 days of adult life. Decrease of flying time is about 14 % for good flyers and 25 % for the others.

BIBLIOGRAPHIE

Brown R. H. J. & Unwin D. M. M., 1961. — An activity recording system using infra red detection. *J. Insect. Physiol.* **7**, p. 203-209.

Cantacuzène, A. M., 1967. — Effets comparés de l'allatectomie sur l'activité des glandes annexes mâles et le comportement sexuel de deux Acridiens : *Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria* (souches *migratorioides* et *kazalinsk*). — *C. R. Acad. Sci., Paris*, **265**, p. 224-227.

Cantacuzène, A. M. & Girardie, 1970. — Caractères sexuels des adultes prothéliques mâles obtenus par allatectomie de *Locusta migratoria migratorioides* (Orthopt.). — *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **270**, p. 2465-2468.

Loher, W., 1961. — The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert Locust. — *Proc. R. Soc. B.*, **153**, p. 380-397.

Michel, R., 1964. — Observations résultant de l'enregistrement individuel au laboratoire de l'activité de vol chez le criquet Pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) Insecte orthopteroide. — *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **258**, p. 5271-5273.

— 1969. — Etude au laboratoire des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le Criquet Pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). — *Rev. Comp. An.*, **3**, p. 46-65.

— 1970. — Etude expérimentale de l'activité maximum de vol journalière du Criquet Pèlerin (*Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé en groupe ou en isolement. — *Behaviour*, p. 286-299.

— 1971. — Variations des capacités de réponse « vol continu » exprimées par le Criquet Pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) en fonction de l'âge au premier test, sous presse.

Odhiambo, T. R., 1966. — The metabolic effects of the *Corpus allatum* hormone in the male desert locust. II Spontaneous locomotor activity. — *J. Exp. Biol.*, **45**, p. 51-63.

Pener, M. P., 1965. — On the influence of Corpora allata on maturation and sexual behaviour of *Schistocerca gregaria*. — *J. Zool.*, **147**, p. 119-136.

— 1967. — Effects of allatectomy and sectioning of the nerves of the Corpora allata on oocyte growth, male sexual behaviour and colour change in adults of *Schistocerca gregaria*. — *J. Ins. Physiol.*, **13**, p. 665-684.

Pener, M. P. & Wajc, E., 1966. — The effect of allatectomy on male sexual behaviour in adult *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria migratorioides*. — *Int. Symp. Insect. endocr.*, Brno.

Strong, L., 1968 *a*. — Locomotor activity, sexual behaviour and the *Corpus allatum* hormone in males of *Locusta*. — *J. Ins. Physiol.*, **14**, p. 1685-1692.

— 1968 *b*. — The effect of enforced locomotor activity on lipid content in allatectomised males of *Locusta migratoria migratorioides*. — *J. Exp. Biol.*, **48**, p. 625-630.

Wajc, E. & Pener, M. P., 1969. — The effect of the Corpora allata on the mating behaviour of the male migratory Locust. *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). — *Israël. Journ. Zool.*, **18**, p. 179-192.

Wajc E. & Pener, M. P., 1971. — The effect of the corpora allata on the flight activity of the male africain migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.) *Gen. Comp. Endocr.* **17**, p. 327-333.

(*Laboratoire d'Ethologie, U.E.R. Sciences du comportement et de l'Environnement, Université de Rennes B.P. 25 A 35 - Rennes*).

note n° II

INFLUENCE DES *CORPORA ALLATA* ET DE MIMETIQUE D'HORMONE JUVENILE SUR L'ACTIVITE DE VOL SOUTENU DU CRIQUET PELERIN *SCHISTOCERCA GREGARIA* (FORSK) ELEVE EN GROUPE DENSE OU EN ISOLEMENT.

ABSTRACT

Schistocerca bred in dense groups are tested in darkness on individual isolated roundabouts which move only when the locust beats its wings. No stimulus is used. Allatectomy 2 or 3 days after on imaginal moult delays and reduces flying even more for locusts with a lesser flying tendency. Decrease of flying time is about 14 % for good flyers and 25 % for the others. The presence of *corpora allata* is not absolutely necessary for *Schistocerca gregaria*'scontinuous flying possibilities to become established. Absence of *corpora allata* or artificial juvenile hormone increases reactivity to some stimuli and facilitates the expression of a flight potential already acquired or its acquisition if it is already started. Possible influence of *corpora allata* on endoskeleton and muscles' development, oxygenation of wing muscles, as well as use for glucidic and lipidic reserves is discussed. *Corpora allata* do not play a fundamental role in *Schistocerca's* activity.

INTRODUCTION

L'influence possible des *corpora allata* sur l'activité d'acridiens grands migrateurs a déjà fait l'objet de quelques travaux. NORRIS (1962) note l'augmentation progressive de l'activité de *Schistocerca* mâle avec la maturation sexuelle. ODHIAMBO (1965, 1966 a) étudiant actographiquement l'activité dite "spontanée"chez ce criquet observe qu'elle diminue avec l'allatectomie et que des implantations de *corpora allata* la rétablissent à son niveau normal. Au contraire, STRONG (1968 a) établit que l'activité locomotrice des opérés ne diffère pas de celle des témoins et conclut que les *corpora allata* n'interviennent pas. Mais l'activité dite générale ou spontanée étant constituée de multiples comportements (sexuel , alimentaire, etc...) qui tous impliquent la marche, des expériences complémentaires sur les dé-

placements liés à chacune des composantes de la locomation globale sont indispensables. La différence de réaction entre *Schistocerca* et de *Locusta* à l'ablation des *corpora allata* pourrait être due partiellement à ce que le comportement sexuel des premiers dépend totalement des *corpora allata* (LOHER, 1960 ; PENER, 1965, 1967 ; CANTACUZENE, 1967) alors qu'il n'en dépendrait pas complètement chez les seconds (CANTACUZENE, 1967 ; STRONG, 1968 b ; CANTACUZENE ET GIRARDIE, 1970). Cependant, STRONG (1968 a) précise que ses *Locusta* allatectomisés ont une quête sexuelle apparemment aussi active que celle des témoins. Les *Schistocerca* opérés ne recherchent pas de partenaire sexuel à l'inverse sans doute des mâles matures témoins isolés dans l'actographe, comme le suggèrent d'ailleurs PENER (1967) et STRONG (1968, b). ODHIAMBO (1966 a,b) souligne lui-même que les mâles "attaquent" tout objet en mouvement" et suggère "cela indique que le mécanisme nerveux règlant le comportement sexuel est à un haut degré d'excitabilité". On doit tenir compte de ce fait avec les animaux observés par NORRIS (1962).

Dans les cages d'élevage, les animaux trouvant aisément des partenaires sexuels se déplacent très probablement bien moins que lorsqu'ils se trouvent isolés dans l'actographe ; les mâles en cage passent une grande partie de leur temps immobiles sur le dos des femelles. Cependant, en ce qui concerne *Locusta migratoria migratorioides*, les travaux de PENER et WAJC (1966) et de WAJC et PENER (1969) montrent que les mâles allatectomisés ont un comportement sexuel très diminué. Si donc la différence d'activité enregistrée par ODHIAMBO (1966 a) était due à la seule absence de comportement sexuel, cette différence devrait se retrouver au moins dans une certaine mesure dans les expériences de STRONG (1968 a), ce n'est pas le cas. Mais remarquons que STRONG teste ses animaux au cours d'une seule journée, tandis qu'ODHIAMBO les teste pendant trois jours consécutifs. Il n'est pas illogique de penser que la privation de partenaire sexuel pouvant être alors très supérieure, la recherche du partenaire serait aussi plus intense. Quoiqu'il en soit, les importantes différences de protocole et de présentation des résultats rendent difficile la comparaison directe des expériences de ces deux auteurs. Les deux criquets étudiés réagissent d'ailleurs, peut être différemment à l'ablation des *corpora allata* comme le conclut STRONG (1968 b).

Le vol étant une activité locomotrice très importante chez les adultes grégaires de *Schistocerca gregaria* (UVAROV 1962, 1966), nous étudions sur cette expression motrice, l'influence possible de l'ablation des *corpora allata*.

WAJC et PENER (1971) effectuent ce genre d'étude sur des *Locusta* mâles avec des manèges et une soufflerie incitant les animaux à voler. Ces chercheurs montrent que les criquets dépourvus de *corpora allata* volent environ deux fois moins que ceux qui sont intacts. Ces résultats semblent contradictoires avec ceux de STRONG (1968 a), sur le même criquet, mais la contradiction peut provenir de la différence des modes d'expression motrice : marche et vol.

Tout ceci n'exclut nullement la possibilité d'un certain réglage de l'activité locomotrice par une action sur le système nerveux central (ODHIAMBO 1966 a).

Nous essayons ici d'éclaircir ces problèmes avec *Schistocerca* sur la base de nos études préliminaires (MICHEL, 1969, 1970, 1971).

MATERIEL ET METHODE

Les conditions d'élevage des criquets, les manèges individuels (D = 130 cm) et l'enregistrement du vol basé sur le principe de l'anémomètre thermique ont déjà été décrits (MICHEL 1969, 1970 a,b). Les tests ont lieu dans des enceintes isolées, à l'obscurité, à 35° et sans aucun stimulus ; les déplacements des criquets sont dus à leurs seuls battements d'ailes.

Les insectes opérés subissent l'ablation des corps allates 2 ou 3 jours après la mue imaginale. Les animaux de contrôle ont le sac aérien occipital réséqué. Après un test de contrôle de bon fonctionnement des ailes (9ème jour), chaque suspension a lieu tous les 10 jours environ à partir de l'âge de 10 jours. Les expériences sont arrêtées une heure environ après toute cessation de vol. Après les expériences, l'ablation des *corpora allata* est vérifiée chez les animaux opérés.

Les *corpora allata* implantés sont prélevés sur des mâles, commençant à s'accoupler, ils sont repris dans du liquide physiologique et introduits à la pince dans la cavité abdominale. Les animaux de contrôle reçoivent un fragment de muscle. Le mimétique d'hormone juvénile (J.M. synthetic B, grade Calbiochem) est injecté à la concentration de 200 mg/ml avec de l'huile de Colza. Les animaux de contrôle reçoivent la même quantité d'huile.

RESULTATS

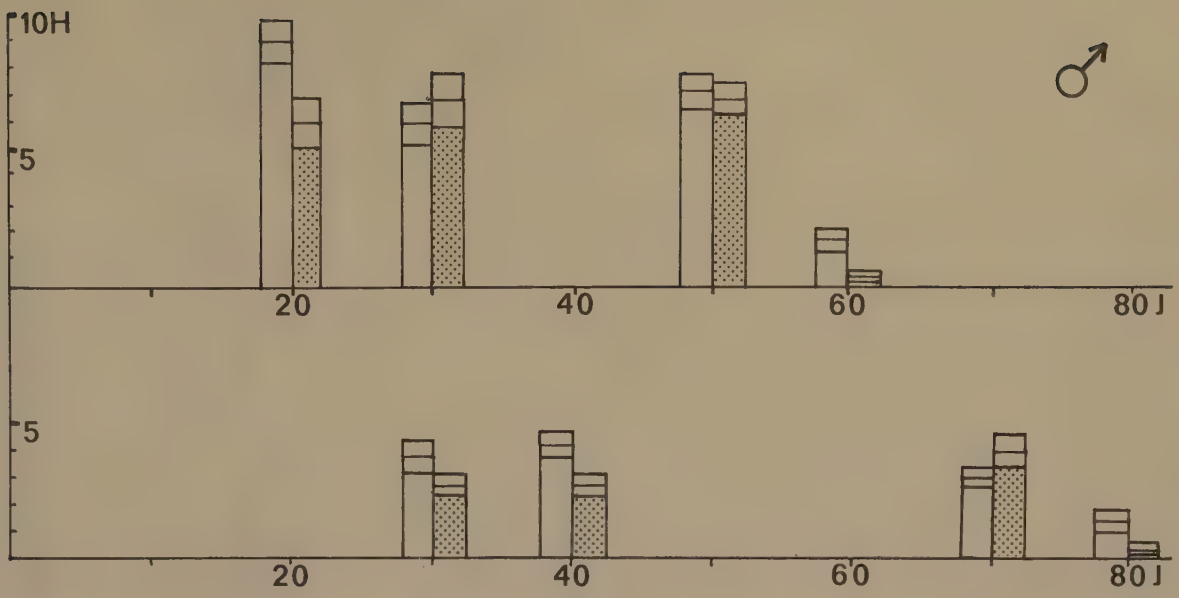
A. - INFLUENCE DE L'ABLATION DES *CORPORA ALLATA* SUR LA TENDANCE AU VOL.

a) Mâles - Les mâles allatectomisés sont aussi nombreux que les animaux de contrôle (37 % et 41 %) à présenter au cours des 80 premiers jours qui suivent la mue imaginale deux périodes de vol soutenu traduites chacune par deux vols séparés dans notre protocole par dix jours d'intervalle (graphique n° 1 et tableau 1).

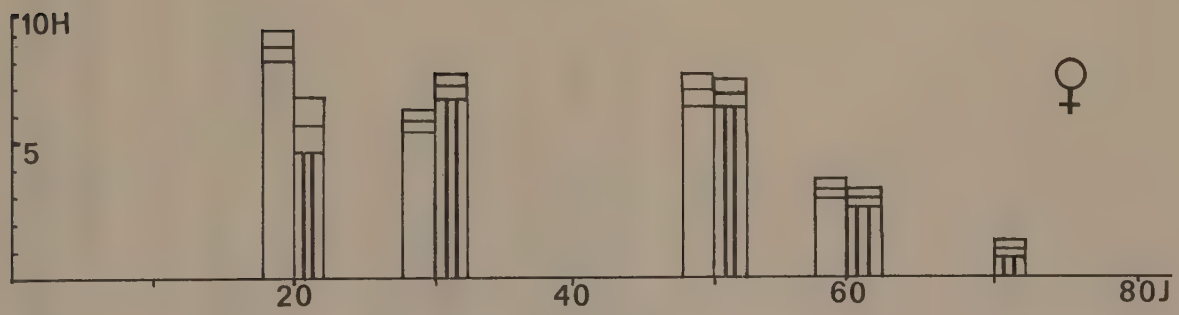
Cependant, un moindre nombre d'opérés (à peine significatif) expriment un vol soutenu dès le 20ème jour (tableau 1), et surtout la durée de leur premier vol est nettement inférieur à celle des animaux de contrôle. Le vol soutenu apparaît donc plus précocement chez ces derniers.

Lors de la dernière période d'activité, la durée du premier vol est voisine chez les témoins et les opérés, mais celle du deuxième vol est nettement inférieure chez les mâles allatectomisés. Au total, en 80 jours, les mâles opérés fournissent une activité de vol soutenu inférieure (14 % à celle des insectes de contrôle ($P < 0,001$).

Des animaux de contrôle et des animaux opérés n'expriment un vol soutenu qu'au 30ème jour. La durée totale de vol de ces insectes est inférieure de moitié environ à celle fournie par les criquets précédents. Ceux qui sont allatectomisés volent moins longtemps que les témoins à chaque fois lors de la première période de vol ($P < 0,01$) C'est l'inverse au début de la seconde. Néanmoins, les témoins volent plus longtemps la fois suivante comme les animaux précédents. Au total, en 80 jours, les criquets opérés fournissent une moindre quantité d'activité de vol (25 %) que ceux qui servent de contrôle ($P < 0,001$).



Graphique n° 1 - Influence de l'allatectomie sur la tendance au vol soutenu de *Schistocerca gregaria* mâles.
En grisé - Criquets allatectomisés
En blanc - Criquets de contrôle
En ordonnée - durée de vol (en heures)
En abscisse - âge des criquets (en jours).



Graphique n° 2 - Influence de l'allatectomie sur la tendance au vol soutenu de *Schistocerca gregaria* femelles bonnes voilières.
En rayures - animaux allatectomisés
En blanc - animaux de contrôle
En ordonnée - durée de vol (en heures)
En abscisse - Age des criquets (en jours).

TABLEAU N° 1

INFLUENCE DE L'ABLATION DES *CORPORA ALLATA* SUR L'EXPRESSION DU VOL SOUTENU DE *SCHISTOCERCA GREGARIA* MALES ELEVES EN GROUPE DENSE.

Condition des criquets	Caractéristiques des catégories	Premier vol continu le 20ème jour	Premier vol continu le 30ème jour	Vol court unique avant le 40ème jour	Vol(s) tardifs(s) après le 40ème jour	Absence de vol continu
Allatectomisés (94)	%	25	12	6	23	34
	Durée de vol fournie au 80ème jour en heures	20.15 $\pm$ 1.03	8.55 $\pm$ 1.03	1.35 $\pm$ 0.11	-	0
Contrôle (98)	%	32	9	10	17	32
	Durée de vol fournie au 80ème jour(en heures).	23.45 $\pm$ 1.16	12 $\pm$ 0.42	1.50 $\pm$ 0.08	-	0

( ) Nombre d'animaux utilisés.

Chez les animaux de contrôle et chez les animaux opérés, une même proportion (32 % et 34 %) ne vole jamais longtemps et de façon soutenue. Entre les types d'activité précédemment décrits, vol soutenu et précoce d'une part, intermittent et d'une durée totale limitée d'autre part, se placent les types d'activité suivants :

a) Une quantité restreinte d'individus volent avant le 40ème jour, mais très peu (1 à 3 heures) et une seule fois le plus souvent. Les mâles allatectomisés sont moins nombreux à présenter ce type d'activité.

b) Des insectes expriment une activité de vol soutenu d'interprétation difficile (vols tardifs). Cette activité n'apparaît pas avant le 40ème jour au moins. Certains insectes peuvent voler pendant une durée importante (19 h) lors d'un seul test, d'autres volent pendant des durées très variables, réparties sur plusieurs tests. Ces vols peuvent être séparés par 10 à 40 jours. Ceci se trouve plus souvent chez les animaux opérés.

b) Femelles - Notre étude a porté sur les femelles qui dès le 20ème jour ont exprimé un vol soutenu : 32 % chez celles qui sont opérées, 39 % chez les autres (différence non significative), (tableau 2). La durée totale de vol exprimée en 80 jours par ces dernières est inférieure à celles des femelles de contrôle ($P < 0,001$). L'établissement du vol soutenu est retardé chez les opérées comme il en est chez les mâles.

TABLEAU N° 2

INFLUENCE DE L'ABLATION DES *CORPORA ALLATA* SUR L'EXPRESSION DU VOL SOUTENU DE *SCHISTOCERCA GREGARIA* FEMELLES BONNES VOILIERES (VOLANT DE FACON SOUTENUE DES L'AGE DE 20 JOURS).

	femelles allatectomisées (35)	femelles de contrôle (33)	Comparaison des moyennes
Durée de vol soutenu au cours des 80 premiers jours de la vie imaginale (en heures).	22.46 ± 1.28	25.28 ± 1.03	$P < 0,001$
Pourcentage de criquets exprimant une activité de vol soutenue.	32	39	N.S.

( ) Nombre d'animaux utilisés.

Opérées ou non, les femelles sont (comme dans les expériences antérieures (MICHEL, 1969, 1971)) plus nombreuses que leurs homologues mâles à exprimer un vol soutenu à l'âge de 20 jours. La quantité de vol exprimée par les femelles intactes n'est guère supérieure à celle des mâles mais la différence est plus grande chez les animaux allatectomisés (12 % environ, $P < 0,001$) et l'influence de l'ovogenèse ne peut alors être mise en cause.

B. - INFLUENCE DE L'IMPLANTATION DE *CORPORA ALLATA* SUR LA TENDANCE AU VOL.

1) Mâles allatectomisés.

Des criquets allatectomisés 2 ou 3 jours après la mue imaginale sont testés sur les manèges pendant deux heures à l'obscurité les 30, 35 et 40ème jours. On élimine chaque fois ceux qui ne volent pas pendant 30 ± 10 minutes ce qui permet de constituer deux lots de "mauvais voiliers" (MICHEL, 1969). Les uns reçoivent 4 paires de *corpora allata*, les autres un fragment de muscle. Les animaux sont suspendus aux manèges 4 jours après les implantations, puis tous les 4 jours pendant 20 jours. Les sujets implantés deviennent tout jaunes vers le 13ème jour, tandis qu'apparaît le comportement sexuel. Des accouplements ont lieu entre les 15ème et 25ème jours, ce qui concorde avec les observations de PENER (1967).

La plupart des animaux (de contrôle ou allatectomisés) continuent à voler peu et de façon intermittente. Quelques uns ont comme auparavant, un ou deux vols soutenus de durée très variable (tableau 3) que nous avons antérieurement qualifiés de "vol tardif" (MICHEL, 1971).

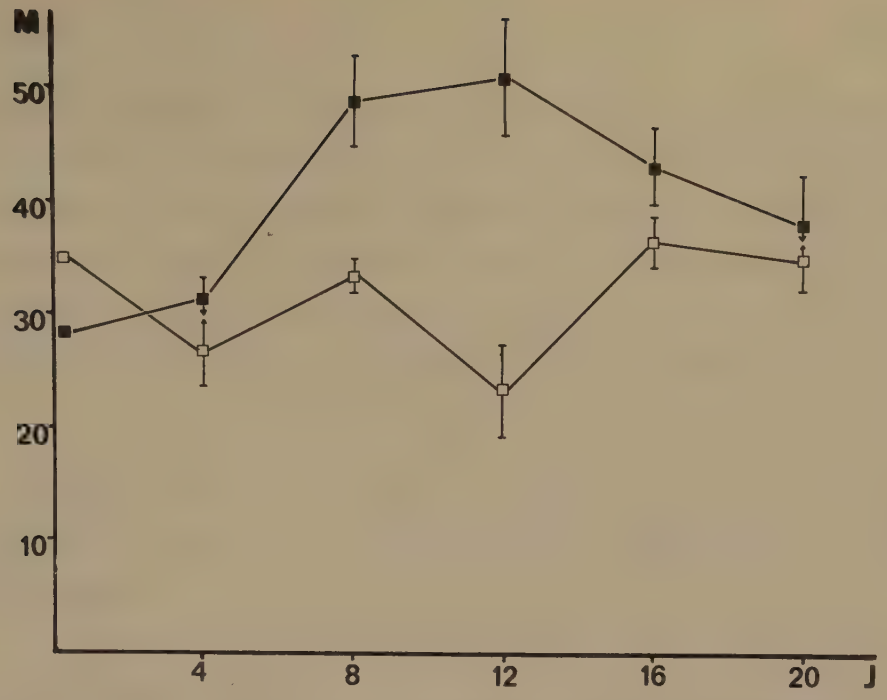
Parmi les criquets capables de seuls vols intermittents (graphique n° 3), nous observons une meilleure durée de vol pendant une dizaine de jours ($P < 0,001$) que celle des animaux de contrôle. Cette augmentation concerne essentiellement le vol d'entrée (qui suit l'accrochage du criquet au manège). Nous n'avons pu comparer régulièrement ce vol avec ceux qui suivent car ils ne sont pas toujours distincts mais les cas où la délimitation est claire permet notre affirmation. Nous considérons que le vol d'entrée est essentiellement un indice de réactivité à la manipulation (MICHEL, 1969, 1970 a). Du 40ème au 60ème jour, (tableau 3) 11 criquets "implantés" et 16 témoins manifestent un, rarement deux vols soutenus (vols tardifs) de durée

TABLEAU N° 3

ACTIVITE DE VOL SOUTENU EXPRIMEE PAR DES CRIQUETS AYANT RECU DES *CORPORA ALLATA*.

Conditions des animaux		Nombre de criquets ayant une activité de vol soutenu au cours des 20 jours qui suivent l'implantation. (par tranches de 5 jours) 1-5 j.	6-10j.	11-15j.	16-20j.	Nombre de criquets ayant volé de façon soutenue.	Durée moyenne de vol soutenu	
							au cours des 10 premiers jours	au cours des 10 jours suivants
Allatectomisés	+ 4 paires *corpora allata*	3	4	2	2	11 (90)	5.10 ± 1.04	4.38 ± 0.33 (79)
	Contrôle	4	3	5	4	16 (96)	3.46 ± 0.58	5.33 ± 1.07 (80)
Intacts	+ 4 paires *corpora allata*	4	5	3	2	14 (86)	4.07 ± 0.55	4.30 ± 0.45 (72)
	Contrôle	3	2	3	3	11 (88)	6.35 ± 1.11	3.15 ± 0.37 (77)

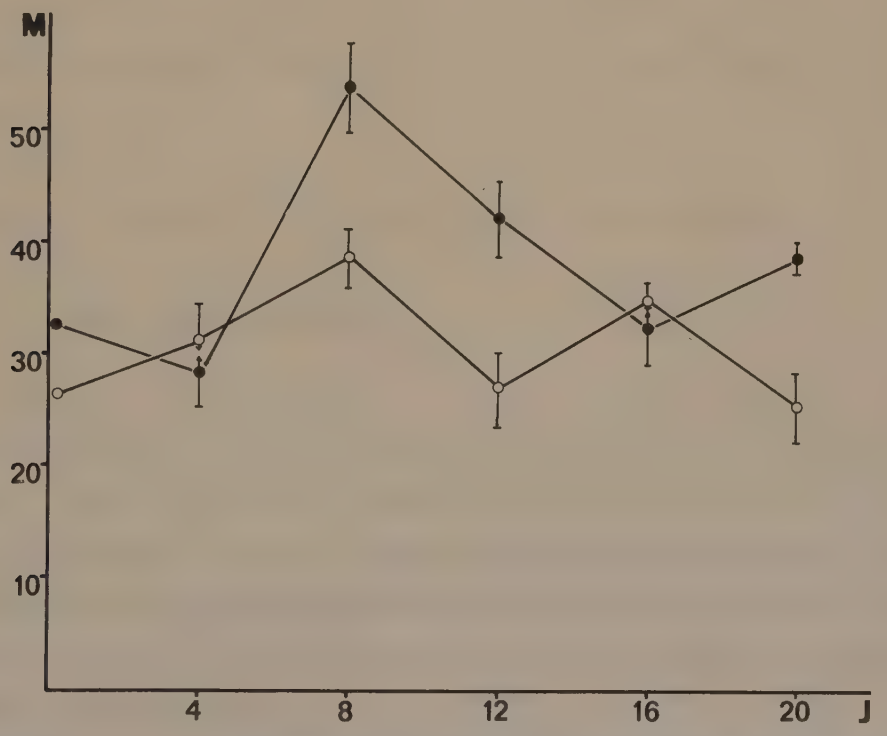
( ) Nombre de criquets utilisés.



Graphique n° 3 - Influence de *corpora allata* surnuméraires sur la tendance à voler de criquets allatectomisés capables de seuls vols intermittents.

■ : criquets ayant reçu 4 paires de *corpora allata* (79)
□ : criquets de contrôle (80)

En ordonnée : durée de vol en minutes ; en abscisse : nombre de jours écoulés depuis l'opération.



Graphique n° 4 - Influence de *corpora allata* surnuméraires sur la tendance à voler de criquets intacts capables de seuls vols intermittents.

●: criquets ayant reçu 4 paires de *corpora allata* (72)
O: criquets de contrôle (77)

En ordonnée : durée de vol en minutes ; en abscisse : nombre de jours écoulés depuis l'opération.

très variable (1 heure à 21 heures). Si arbitrairement, nous comparons le nombre de ces vols par période de 5 jours, la répartition apparaît sensiblement uniforme chez les animaux de contrôle, et nous les assimilons à ceux qu'antérieurement, nous avons appelés "vols tardifs" (MICHEL, 1969, 1971). Mais les animaux implantés sont plus nombreux à voler au cours des 10 premiers jours qui suivent leur implantation (7) que pendant les 10 jours suivants(4).

Il est difficile de comparer la durée des vols exprimés dans les différents cas. En effet, on sait que les vols tardifs ont des durées extrêmement variables.

2) Animaux intacts.

Les résultats sont sensiblement comparables à ceux obtenus dans le cas précédent (tableau 3, graphique n° 4). Les vols intermittents sont plus importants ($P < 0,001$) pendant une dizaine de jours. D'autre part, quatorze criquets implantés et onze animaux de contrôle manifestent un ou deux vols tardifs. Les premiers sont plus nombreux à en exprimer au cours des 10 jours qui suivent l'implantation (9) que pendant les 10 jours suivants (5).

C. - INFLUENCE D'INJECTION DE MIMETIQUE D'HORMONE JUVENILE.

1) Mâles allatectomisés.

Quinze µl d'un mimétique d'hormone juvénile sont injectés dans l'hémccoelè de "mauvais voiliers", âgés de 40 jours et sélectionnés comme précédemment. (Ces animaux ont été allatectomisés 2 ou 3 jours après la mue imaginale). Ils sont tous très jaunes environ 50 heures après l'injection. Cette coloration se maintient pendant une quinzaine de jours. A partir du 5ème jour et pendant 10 jours, on observe des accouplements. Les témoins reçoivent de l'huile de colza.

Les criquets sont testés 1 jour après l'injection,puis 3 jours après ce premier test, enfin tous les 4 jours ensuite. Les animaux capables de seuls vols intermittents volent plus longtemps ($P < 0,001$) s'ils ont reçu une injection de mimétique, mais sans pour cela avoir un vol soutenu.

(graphique n° 5). L'effet est plus rapide que dans le cas précédent.

Les animaux qui ont une activité de vol soutenu sont en nombre voisin qu'ils aient reçu ou non de la substance mimétique (tableau 4). Si arbitrairement nous comparons,par périodes de 5 jours, le nombre de criquets ayant exprimé une activité de vol soutenu, nous voyons que leur répartition est à peu près uniforme chez les animaux de contrôle. Ceux qui ont reçu une injection de substance sont plus nombreux à voler au cours des 5 jours qui la suivent. Leur nombre diminue au cours des 5 jours suivants, puis les différences disparaissent.

2) Animaux intacts.

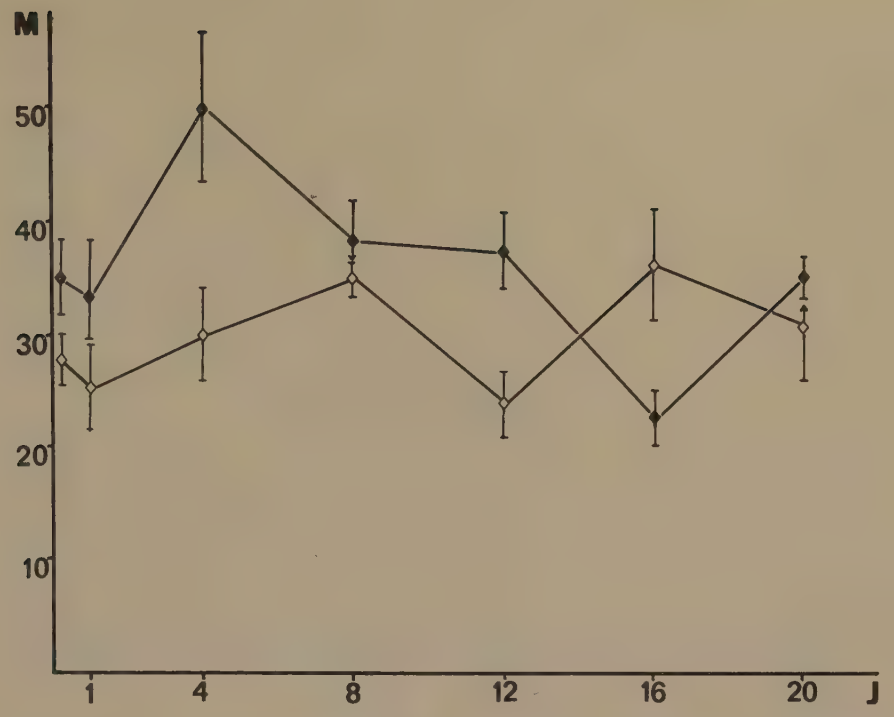
On obtient des résultats similaires à ceux du cas précédent (tableau 4 et graphique n° 6).

Les résultats obtenus avec l'injection d'un mimétique d'hormone juvénile sont comparables chez les criquets intacts ou allatectomisés. Les criquets ont un vol intermittent momentanément plus long. La répartition, mais non le nombre d'animaux volant tardivement est modifiée. Les animaux qui ont reçu une injection sont momentanément plus nombreux à voler pendant les jours qui suivent ($P < 0,01$).

Dans nos conditions d'expériences, le mimétique employé produit le même effet que des *corpora allata* surnuméraires et cet effet est plus rapide.

3) Avec des animaux élevés isolément depuis l'éclosion.

Deux parmi 20 criquets ayant reçu une injection de substance mimétique ont respectivement 6 jours ou 8 jours après un vol soutenu de 75 ou de 26 minutes. Les témoins les plus actifs volent chacun respectivement 44,-55 et 62 minutes.

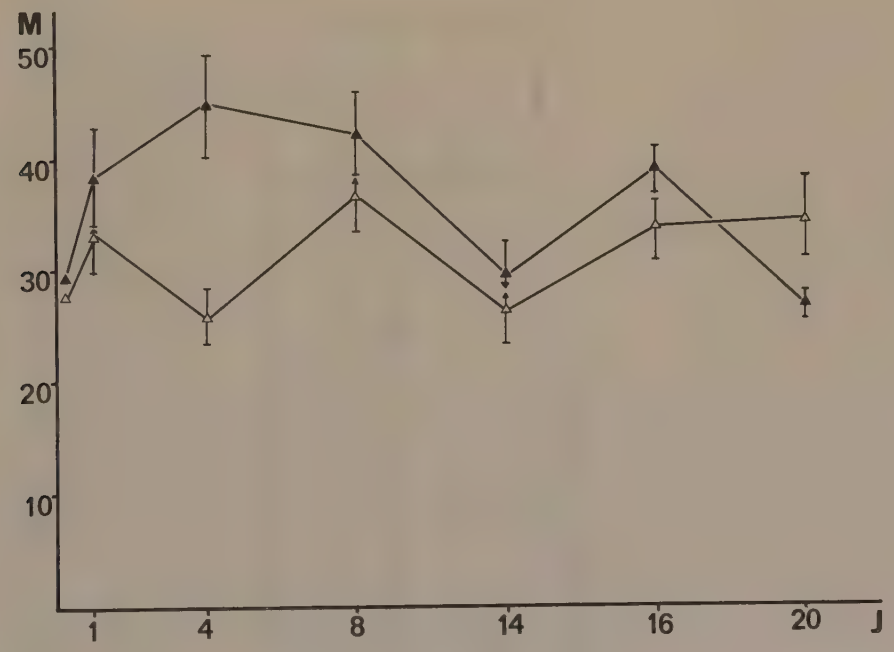


Graphique n° 5 - Influence d'un mimétique d'hormone juvénile sur la tendance à voler de criquets allatectomisés capables de seuls vols intermittents.

◆ : criquet ayant reçu une injection de mimétique (72)

◇ : criquet de contrôle (72)

En ordonnée : durée de vol en minutes ; en abscisse : nombre de jours écoulés depuis l'opération.



Graphique n° 6 - Influence d'un mimétique d'hormone juvénile sur la tendance à voler de criquets intacts capables de seuls vols intermittents.

▲ : criquets ayant reçu une injection de mimétique (66)

△ : criquets de contrôle (71)

En ordonnée : durée de vol en minutes ; en abscisse : nombre de jours écoulés depuis l'opération.

TABLEAU N° 4

ACTIVITE DE VOL SOUTENU DE CRIQUETS AYANT RECU UNE INJECTION DE MIMETIQUE D'HORMONE JUVENILE.

Condition des animaux		Nombre de criquets ayant une activité de vol soutenu au cours des 20 jours qui suivent l'implantation. (par tranche de 5 jours). 1-5j.	6-10j.	11-15j.	16-20j.	Nombre de criquets ayant volé de façon soutenue	Durée moyenne de vol soutenu	
							au cours des 5 premiers jours	au cours des 15 jours suivants
Allatectomisés	+ JM	5	1	3	2	11 (83)	4.45 ± 1.38 (72)	5.32 ± 0.37
	Contrôle	3	3	5	3	14 (86)	6.28 ± 1.10 (72)	6.43 ± 1.55
Intacts	+ JM	6	2	2	2	12 (78)	3.34 ± 0.21 (66)	4.05 ± 1.08
	Contrôle	2	3	1	3	9 (80)	8.04 ± 1.22 (71)	3.28 ± 0.49

( ) Nombre de criquets utilisés.

DISCUSSION

Les animaux privés de leurs *corpora allata* sont parfaitement capables de voler de façon soutenue (graphiques n° 1 et 2). Dans nos conditions expérimentales, les criquets mâles sont aussi nombreux que les animaux de contrôle à exprimer ce type d'activité. Les différences de durée totale de vol au cours des 80 jours qui suivent la mue imaginale pour nettes qu'elles soient chez un certain nombre d'insectes, ne sont pas décisives. Les *corpora allata* ne jouent donc pas un rôle fondamental dans l'expression du vol chez *Schistocerca gregaria*.

En fonction du type d'activité de vol et sur des critères quantitatifs exprimés en pourcentages d'individus, il nous paraît possible d'assimiler des catégories d'animaux allatectomisés et des catégories d'animaux de contrôle (tableau 1). Dans cette hypothèse, l'ablation des *corpora allata* n'aurait pas de conséquence importante sur la répartition temporelle des vols successifs.

Les animaux aptes à voler de façon continue le 20ème jour (tableau 1) ou qui présentent un seul vol court avant le 40ème jour, sont moins nombreux chez les opérés au contraire de ceux qui ne volent pas de façon soutenue avant le 30ème jour ou bien qui ont un vol court après le 40ème jour. Une analyse plus précise montre aussi (graphique n° 1) que la durée du premier vol est très nettement inférieure chez les bons voiliers opérés par rapport à celle de leurs homologues de contrôle et cela se retrouve lors des 2 premiers vols, chez les moins bons voiliers opérés (volant pour la première fois le 30ème jour).

Au 80ème jour après la mue imaginale, la différence entre les durées totales de vol sont de 14 % pour les bons voiliers et de 25 % pour les autres. Chez les femelles bonnes voilières, la différence est de 12 % environ. Remarquons que de longues durées de vol soutenu (21 h) sont fournies par certains voiliers opérés ou non.

Tout ceci montre que l'allatectomie diminue la précocité du vol soutenu et les performances des animaux en fonction inverse de leur tendance à voler. La durée de vol exprimée à la fin de la deuxième période de vol

est nettement inférieure chez les mâles allatectomisés, peut être est-ce le signe d'une difficulté d'acquisition ou d'expression d'un potentiel de vol.

La différence d'activité de vol exprimée par les animaux des deux sexes et les proportions de bons voiliers, en faveur des femelles dans nos conditions expérimentales est un indice supplémentaire tendant à montrer que fondamentalement chez cet insecte la tendance au vol des femelles est supérieure à celle des mâles, ce qui confirme des expériences antérieures (MICHEL, 1969, 1970). Ceci se retrouve chez la plupart des insectes dans la nature (JOHNSON, 1969). Chez un criquet, *Locustana*, les femelles semblent plus nombreuses à voler la nuit (BOTHA et JANSEN, 1969) ; dérangées par les observateurs au cours de la journée, elles volent plus longtemps (PETTY et JANSEN, 1970).

Nos observations sur le vol de *Schistocerca* et les observations actographiques d'ODHIAMBO (1966 a) sembleraient montrer que ce criquet réagit à l'ablation des *corpora allata* à l'inverse de *locusta migratoria migratoroïdes*, étudié par STRONG (1968,a) et par WAJC et PENER (1971). Les glandes auraient en effet un grand rôle dans l'activité générale exprimée par des déplacements au sol, mais un rôle moins important dans l'activité de vol. La différence d'effet obtenue dans les résultats d'ODHIAMBO (1966,a) et les nôtres, peut être due à ce que la marche n'est pas régie de la même façon que le vol, mais elle peut tenir aussi à ce que l'activité mesurée en actographe est complexe, comme nous l'avons déjà souligné. Comme chez *Schistocerca*, les *corpora allata* jouent un rôle décisif dans l'expression de l'activité sexuelle, leur ablation supprimerait au moins la partie de l'activité motrice correspondant à la recherche du partenaire et des implantations la rétabliraient.

Notre mesure comparative entre opérés et témoins serait plus caractéristique de l'actimité locomotrice fondamentale. Le protocole expérimental employé par WAJC et PENER (1971) est très différent du nôtre, car nous n'obligeons les criquets à voler par aucun stimulus. On ne peut donc comparer directement les résultats obtenus. Néanmoins, étant donné que les criquets employés par WAJC et PENER n'ont pas une grande tendance au vol (il est nécessaire d'employer une soufflerie pour les inciter à voler bien que la durée des tests soit réduite à 30 minutes), nos résultats explique-

raient l'importante réduction de l'activité de vol enregistrée, puisque dans nos expériences, ce sont les mauvais voiliers qui sont les plus atteints par l'absence de *corpora allata*. Les réactions à la soufflerie d'air employée par ces auteurs pourraient peut être aussi être misesen cause .

Nous discuterons tout d'abord, de l'influence possible des *corpora allata* sur certains aspects de la physiologie de *Schistocerca* qui interviennent dans son activité de vol ; rigidité de l'endosquelette, développement et consommation d'oxygène des muscles alaires, et réserves énergétiques.

Les propriétés mécaniques de l'endosquelette (JENSEN et WEIS-FOGH, 1962) et celles des ligaments musculaires qui s'y insèrent (WEIS-FOGH, 1960, NEVILLE, 1963) sont subordonnées, entre autre, à la résistance de la cuticule qui serait indépendante de l'hormone juvénile (FRAENKEL et HSIAO, 1963).

Chez les larves normales de *Locusta*, les muscles alaires se développent de moins en moins à mesure que les *corpora allata* sécrètent davantage (POELS et BEENAKKERS, 1969). Un fort taux d'hormone juvénile circulante inhibe les processus d'incorporation des protéines dans ces muscles. On peut relier ceci au fait que la croissance des muscles cesse chez les *Schistocerca* adultes, au moment où les *corpora allata* sécrètent beaucoup HILL et al.,1968 ; MORDUE et HILL, 1970) et où l'ovogenèse nécessite une forte disponibilité des protéines chez les femelles (HILL, 1962 ; HIGHNAM, et al. , 1963 ; HILL, 1965). Il est donc improbable que l'allatectomie diminue les possibilités des muscles alaires de nos animaux.

Il ne semble pas non plus que l'allatectomie nuise aux possibilités d'oxygénation au niveau des muscles alaires. En effet, si ROUSSEL (1963) note une diminution de 25 % des échanges respiratoires au niveau de l'insecte entier, il ne conclut pas à une action sur les enzymes respiratoires et BENTZ et al. (1969) n'ont pas trouvé chez *Locusta* de différences entre les mitochondries des animaux opérés et celles des témoins. MINSKS (1967) note même une légère différence de taille en faveur de celles des allatectomisés. Ses travaux, *in vitro*, sur les muscles alaires montrent que les *corpora allata*, pas plus que les mimétiques d'hormone juvénile n'interviennent sur leur consommation d'oxygène.

Les échanges respiratoires au niveau des muscles alaires augmentent au cours de la croissance somatique, puis se stabilisent (WALKER et BAILEY, 1970). Le taux de ces échanges est d'une très grande importance, car ils conditionnent directement les possibilités de vol. En effet, les muscles oxydent directement les glucides (CANDY, 1970 ; WALKER et BAILEY, 1970) et certains acides gras (MEYER et al., 1960 ; DONNELLAN et BEECHEY, 1969) grâce à l'oxygénation intense des muscles alaires (WEIS-FOGH, 1964, 1967) rendue possible par l'accolement étroit des trachéoles et des mitochondries (EDWARD et RUSKA, 1955).

Ces derniers ont été étudiées dans le cas des muscles alaires par WATANABE et WILLIAMS (1951) et SACKTOR (1961, 1965) entre autres. Chez certains insectes, l'état des mitochondries peut évoluer avec les possibilités de vol (ROCKSTEIN et BHATNAGAR, 1965 ; SIMON et al., 1969).

Les criquets consomment au repos, en marche, pour le saut, les vols courts et le début des vols longs des glucides. Ceci a été confirmé par la suite, grâce à une analyse biochimique fonctionnelle des muscles alaires (BEENAKKERS, 1965 ; MAYER et CANDY, 1969 ; WALKER et BAILEY, 1970). La plupart des acides gras sont stockés dans le corps gras sous forme de triglycérides et de phospholipides (TIETZ, 1961 ; CANDY et KILBY, 1961 ; WALKER et BAILEY,1970). Ils sont transportés et utilisés essentiellement sous forme de diglycérides (MAYER et CANDY, 1967).

Le corps gras stocke aussi une petite quantité de glycogène. Les sucres sont transportés dans l'hémolymphe sous forme de tréhalose et de glucose jusqu'au niveau des muscles alaires qui les utilisent (TIETZ, 1962).

Or, ODHIAMBO, (1965,1966 a) et MINSKS (1967) détectent de grands dépôts de glycogène et de lipides *, dans le corps gras d'animaux allatectomisés, phénomène déjà observé, entre autre, chez *Melanoplus* (WEEDPFEIFER, 1945). L'absence de *corpora allata* entraîne une plus grande croissance du

---

* Dans la nature, les animaux en "diapause" sexuelle sont capables de longues migrations, on ignore l'état fonctionnel de leurs *corpora allata*, mais comme le suggère PENER (1967), ils ont probablement une certaine activité. La capacité de reconstitution des réserves énergétiques de ces animaux (WALOFF, 1961) permet peut être d'imaginer le taux d'activité de leurs *corpora allata* à la lumière des travaux de WALKER et BAILEY (1971).

corps gras de *Schistocerca* et il en résulte pendant un certain temps, une lipogenèse accrue (WALKER et BAILEY, 1971). Le taux de conversion du glucose alimentaire en lipide augmente de plus en plus, puis diminue bientôt avec les capacités lipogénétiques du corps gras. Les criquets ont donc momentanément moins de glucides à leur disposition dans l'hémolymphe malgré une augmentation passagère de la nourriture ingérée. La concentration glucidique hémolymphatique s'accroît ensuite, mais sans atteindre, au moins pendant un certain temps, son niveau normal (WALKER et BAILEY, 1971 b, LAFON-CAZAL et ROUSSEL, 1971) car la lipogenèse reste supérieure à celle des témoins (WALKER et BAILEY, 1971 a).

Le non retour à la concentration normale des glucides dans l'hémolymphe traduit probablement la persistance d'une libération insuffisante vis-à-vis de la demande. Dans le cas étudié par les auteurs cités, les besoins n'étaient pas très importants, puisque les criquets n'avaient pas d'activité locomotrice spéciale. Or la concentration du sucre dans le sang doit être très grande pour qu'il parvienne aux enzymes cataboliques des fibres musculaires et permette le vol. (WEIS-FOGH, 1964).

La fréquence des battements d'ailes est liée à la concentration des glucides hémolymphatiques chez la mouche (CLEGG et EVANS, 1961). Il en est de même pour la fréquence de contraction des muscles alaires chez le criquet (WEIS-FOGH, 1964 ; CANDY, 1970).

Il n'est donc pas impossible que l'établissement du vol soutenu chez les animaux allatectomisés soit retardé par une insuffisance de glucides. D'autre part, l'utilisation des lipides par les muscles nécessite, comme chez de nombreux insectes (LESTON et al., 1965), un échauffement préalable et suffisant des muscles alaires, ce qui requiert des glucides (WEIS-FOGH, 1952, 1964). En l'absence des *corpora allata*, les enzymes nécessaires à la métabolisation des lipides ne sont pas modifiés au niveau du corps gras (WALKER et BAILEY, 1971,c) et la teneur en lipides de l'hémolymphe ne change pas (WALKER et BAILEY, 1971, a). L'allatectomie n'affecterait donc pas les possibilités générales d'utilisation des lipides par l'insecte ce qui est confirmé ici par les longs vols obtenus avec des animaux opérés.

Une insuffisance de glucides disponibles pourrait, si elle se vérifie dans nos conditions expérimentales, contribuer à expliquer le retard

dans l'expression du vol soutenu.

Chez les femelles, l'absence de concurrence possible due à la vitellogenèse n'entraîne pas une augmentation de la durée de vol ce qui ne saurait nous surprendre puisque déjà les mâles bien qu'ayant des réserves lipidiques supérieures à la normale (WALKER et BAILEY, 1971) ne volent pas davantage. La durée des vols chez les animaux opérés n'est pas limitée par une insuffisance de réserves. Il ne semble pas qu'elle le soit non plus par celle de substances nécessaires à leur utilisation (WALKER et BAILEY, 1971), La diminution de l'importance du vol soutenu requiert donc un autre type d'explication. L'absence de *corpora allata* pourrait aussi influer sur le système neuroendocrinien de sorte que le développement de l'expression du vol serait perturbé.

Des auteurs comme CASSIER (1965), ODHIAMBO (1966,a) suggèrent que les *corpora allata* ont une action directe sur le système nerveux. Nous avons vu qu'un accroissement du taux d'hormone juvénile circulante entraîne une réaction locomotrice plus durable à l'accrochage aux manèges. Au laboratoire, les criquets élevés isolément présentent une activité de vol maximum lors de la maturation sexuelle, le vol d'entrée constituant pour eux une bonne part de l'activité totale (MICHEL, 1970 a). Dans un autre registre, CASSIER (1965) observe chez *Locusta* une importante diminution de la latence qui précède la réaction phototropique après une implantation de *corpora allata*. Après la même opération, GAUTIER (1967) obtient davantage d'immobilisations réflexes en réponse à des excitations tactiles chez des larves de *Blabera*. Tout se passe comme si une plus grande quantité d'hormone juvénile circulante rendait les criquets plus sensibles aux stimuli.

Dans les populations dispersées, ce sont les criquets mûrs qui réagissent le plus à certains stimuli tels des sautes de vent (WALOFF, 1963). Dans les essaims, les innombrables stimuli auxquels sont soumis les criquets (MICHEL, 1970 c) peuvent aisément remplacer l'action favorisante des *corpora allata* vis-à-vis de l'activité de vol.

Les expériences faites avec des implantations de *corpora allata* ou une injection d'un mimétique d'hormone juvénile suggèrent que ces glandes

favorisent l'expression d'un potentiel de vol déjà acquis ou son acquisition si elle est déjà en cours. Des résultats comparables ont pu être obtenus par des électrochocs (MICHEL, 1970, d). OZBAS et HODGSON (1958) n'ont pas enregistré de variation d'activité électrique dans la chaîne nerveuse de *Periplaneta* ou de *Blaberus* lors de l'addition d'extrait de *corpora allata* au milieu. Mais on ne peut tirer de conclusions définitives d'un tel résultat. En effet, rien n'interdit de penser que chez *Periplaneta*, par exemple, les *corpora allata* n'interviennent *in vivo*, sur l'activité de la chaîne nerveuse par des intermédiaires.

Les *corpora allata* pourraient servir de "catalyseurs" vis-à-vis d'un système régissant l'activité de vol. On sait par exemple, que les *corpora allata* agissent sur la *Pars intercerebralis* (HIGHNAM et al., 1963 ; THOMSEN et LEA, 1968 ; LEA et THOMSEN, 1969), comme le font aussi les mimétiques d'hormone juvénile (NAYAR, 1962) et sur les *corpora cardiaca* (MÜLLER, et ENGELMAN, 1968). Tout ceci n'interdit pas d'imaginer que les causes mêmes de l'activation des *corpora allata* peuvent jouer un rôle dans l'acquisition de la tendance à voler. De toutes ces expériences, il ressort que de ces glandes ne dépend pas fondamentalement l'aptitude à voler de *Schistocerca* comme inclinent à nous le faire penser les grands déplacements des individus immatures dans la nature.

REFERENCES

BEENAKKERS A.M. TH. (1965) - Transport of fatty acids in *Locusta migratoria* during sustained flight. *J. Insect. Physiol.* 11, 879-888.

BENTZ F., JOLY L., JOLY P., (1969) - Action des *corpora allata* sur les mitochondries d'un muscles alaires de *Locusta migratoria*. *Bull. Soc.Zool. Fr.* 94, 195-199.

BOTHA D.H. et JANSEN A. (1969) - Night flying by brown locusts, *Locustana pardalina*. *Phytophylactica*, 1, 79-92.

CANDY D.J. (1970) - Metabolic studies on locust flight muscle using a new perfusion technique *J. Insect. Physiol.* 16, 531-543.

CANDY D.J. et KILBY B.A. (1959) - Site and mode of trehalose biosynthesis in the locust. *Nature. Lond.* 183, 1594-1595.

CANDY D.J. et KILBY B.A. (1961) - The biosynthesis of trehalose in the locust fat body. *Biochem. J.* 78, 531-536.

CANTACUZENE A.M. (1967) - Effets comparés de l'allatectomie sur l'activité des glandes annexes mâles et le comportement sexuel de deux acridiens: *Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria* (souches *migratorioides et kazalinsk). C.R. Acad. Sci.* 265, 224-227.

CANTACUZENE A.M. et GIRARDIE A. (1970) - Caractère sexuels des adultes prothétéliques mâles obtenus par allatectomie de *Locusta migratoria migratorioides (orthopt). C.R. Acad. Sc. Paris D.* 270, 2465-2468.

CASSIER P. (1965) - Le comportement phototropique du criquet migrateur *Locusta migratoria migratorioides (R et F)* : bases sensorielles et endocrines. *Thèse Doctorat Paris.*

CLEGG V.S. et EVANS D.R. (1961) - The physiology of blood trehalose and its function during flight muscle mitochondria. *J. Insect. Physiol.* 15, 367-372.

CLEMENTS A.N. (1959) - Studies of the metabolism of locust fat body. *J. Exp. Biol.* 36, 665-675.

DONNELLAN J.F. et BEECHEY R.B. (1969) - Factors affecting the oxydation of glycerol 1 - Phosphate by insect flight muscle mitochondria. *J. Insect. Physiol.* 15, 367-372.

EDWARDS G.A. et RUSKA H. (1965) - The function and metabolism of certain insect muscles in relation to their structure. Q.H. *microsc. Sci.* 96, 151-159.

FRAENKEL G. et HSIAO E. (1963) - Tanning in the adult fly : a new function of neurosecretion in the brain. *Science*. 141, 1057-1058.

GAUTIER J.Y. (1967) - Immobilisation réflexe liée à des excitations tactiles du pronotum chez les larves de *Blabera cranüfer* (Burm) normales ou recevant des implantations de corps allates. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 264, 1319-1322.

HIGHNAM K.C., LUSIS O. et HILL L. (1963) - The rôle of the *corpora allata* during oocyte growth in the desert locust, *Schistocerca gregaria Forsk*, *J. Insect. Physiol.* 9, 827-837.

HILL L. (1962) - Neurosecretory control of haemolymph protein concentration during ovarian development in the desert locust. *J. Insect. Physiol.* 8, 609-619.

HILL L. (1965) - The incorporation of C^{14} -glycine into the proteins of the fat body of the desert locust during ovarian development. *J. Insect. Physiol.* 11, 1605-1615.

HILL L., LUNTZ A.J., et STEELE P.A. (1968) - The relationship between somatic growth, ovarian growth and feeding activity in the adult desert locust. *J. Insect. Physiol.* 14, 1-20.

HINES W.J.W. et SMITH (1963) - Some aspects of intermediary metabolism in the locust *Schistocerca gregaria (Forsk)*. *J. Insect. Physiol.* 9, 463-468.

JENSEN M. et WEIS-FOGH T. (1962) - Biology and Physics of locust flight V : Strength and elasticity of locust cuticle. *Phil. Trans. B.* 245, 137-169.

JOHNSON C.G. (1969) - Migration and dispersal of insects by flight. *Methuen Ed. London.*

KILBY B.A. (1963) - The biochemistry of the insect fat body. *Adv. Insect. Physiol.* 1, 111-174.

LAFON-CAZAL M. et ROUSSEL J.P. (1971) - Modifications métaboliques après ablation simultanée des *corpora allata* et des *corpora cardiaca* chez *Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 273, 2613-2615.

LEA A.O. et THOMSEN E. (1969) - Size independent secretion by the *corpus allatum* of *callyphora erythrocephala*. *J. Insect. Physiol.* 15, 477-482.

LESTON, DENNIS, PRINGLE J.W.S. et WHITE D.C.S. (1965) - Muscular activity during preparation for flight in a beetle. *J. Exp. Biol.* 42, 409-414.

LOHER W. (1960) - The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust. *Proc. Roy. Soc. B.* 153, 380-397.

MAYER R.J. et CANDY D.J. (1967) Changes in haemolymph lipoproteins during locust flight. *Nature, Lond.* 215, 987-990.

MAYER R.J. et CANDY D.J. (1969) - Changes in energy reserves during flight of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 31, 409-418.

MEYER H., PREISS B. et BAUER S.H. (1960) - The oxydation of fatty acids by a particulate fraction from desert locust (*Schistocerca gregaria)* thorax tissues. *Biochem. J.* 76, 27-35.

MICHEL R. (1969) - Etude expérimentale des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet pélerin *Schistocerca gregaria (Forsk) Rev. Comp. An.* 3, 46-65.

MICHEL R. (1970 a) - Etude expérimentale des variations de la tendance au vol chez le criquet pélerin *Schistocerca gregaria (Forsk)* élevé en isolement pendant plusieurs générations. *Ins. Soc.* 1, 21-38.

MICHEL R. (1970 b) - Etude expérimentale de l'activité maximum de vol journalière du criquet pélerin *Schistocerca gregaria (Forsk)* élevé en groupe ou en isolement. *Behav.* 4, 286-299.

MICHEL R. (1970 c) - Etude expérimentale de l'influence de la lumière et de la température sur la tendance au vol du criquet pélerin *(Schistocerca gregaria) (Forsk). Rev. Comp. an.* 4, 3-21.

MICHEL R. (1970 d) - non publié.

MICHEL R. (1971) - Variations des capacités de réponse "vol continu" exprimées par le criquet pélerin (*Schistocerca gregaria) (Forsk)* en fonction de l'âge au premier test. *C.R. Acad. Sci. Paris* 272, 1297-1300.

MINSK A.K. (1967) - Biochemical aspects of juvenile hormone action in the adult *Locusta migratoria. Arch. Neerl. Zool.* 2, 175-258.

MORDUE A.J. et HILL L. (1970) - The utilisation of food by the adult female desert locust *Schistocerca gregaria. Ent. Exp. et Appl.* 13, 352-358.

MULLER H.P. et ENGELMAN F. (1968) - Studies on the endocrine control of metabolism in *Leucophaea maderae (Blattaria)* II. The effect of the *corpora cardiaca* on fat body respiration. *Gen. Comp. Endocr.* 11, 43-50.

NAYAR K.K. (1962) - Effects of injecting juvenile hormone extracts on the neurosecretory system of adult male cockroackes (*Periplaneta americana) Mem. Soc. Endocr.* 12, 371-378, *Acad. Press. Lond. N.Y.*

NEVILLE A.C. (1963) - Growth and deposition of resilin and chitin in locust rubber like cuticle. *J. Insect. Physiol.* 9, 265-278.

NORRIS M.J. (1962) - Group effects on the activity and behaviour of adult males of the desert locust (*Schistocerca gregaria) (Forsk)* in relation to sexual maturation. *Anim. Behav.* 10, 275-291.

ODHIAMBO T.R. (1965) - Metabolic effects of the *corpus allatum* hormone in the desert locust, *Schistocerca gregaria. Nature* 207, 1314-1315.

ODHIAMBO T.R. (1966, a) - The metabolic effects of the *corpus allatum* hormone in the male desert locust. II - Spontaneous locomotor activity. *J. Exp. Biol.* 45, 51-63.

ODHIAMBO T.R. (1966,b) - Growth and hormonal control of sexual maturation in the male desert locust *Schistocerca gregaria*. *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, 118, 393-412.

OZBAS S. et HODGSON E.S. (1958) - Action of insect neurosecretion upon central nervous system *in vitro*, and upon behaviour. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 44, 825-830.

PENER M.P. (1965) - On the influence of *corpora allata* on maturation and sexual behaviour of *Schistocerca gregaria*. *J. Zool.* 147, 119-136.

PENER M.P. (1967) - Comparative studies on reciprocal interchange of *corpora allata* between males and females of adult *Schistocerca gregaria* (Forsk) (Orthoptera-acrididae). *Proc. R. Ent. Soc. Lond.* 42, 139-148.

PENER M.P. et WAJC E. (1966) - The effect of allatectomy on male sexual behaviour in adult *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria migratorioides*. *Int. Symp. Insect. Endocr. Brno.*

PETTY G.J. et JANSEN A. (1970) - Flight reactions of solitary phase brown locusts *Locustana pardalina* (Walker) when systematically disturbed at different times of the day. *Phytophylactica* 2, 97-102.

POELS C.L.M. et BEENAKKERS A.M. TH. (1969) - The effect of *corpus allatum* implantation on the development of flight muscles and fat body in *Locusta migratoria*. *Ent. Exp. et Appl* . 12, 312-324.

ROCKSTEIN M. et BHATNAGAR P.L. (1965) - Age changes in size and number of the giant mitochondria in the flight muscle of the common housefly *Musca domestica (L) J. Insect. Physiol.* 11, 481-491.

ROUSSEL J.P. (1963) - Consommation d'oxygène après ablation des *corpora allata* chez des femelles adultes de *Locusta migratoria L. J. Insect. Physiol.* 9, 721-725.

SACKTOR B. (1961) - The role of mitochondria in respiratory metabolism of flight muscle. *Ann. Rev. Ent.* 6, 103-130.

SACKTOR B. (1965) - Energetics and respiratory metabolism of muscular contraction. *In* Rockstein, *The physiology of insecta* 2, 483-580. *Acad. Press. New York.*

SIMON J., BHATNAGAR P.L. et MILBURN N.S. (1969) - An electron microscope study of changes in mitochondria of flight muscle of ageing houseflies *(Musca domestica)*. *J. Insect. Physiol.* 15, 135-140.

STRONG L. (1968 a) - Locomotor activity,sexual behaviour and the *corpus allatum* hormone in males of Locusta. *J. Insect. Physiol.* 14, 1685-1692.

STRONG L. (1968 b) - The effect of enforced locomotor activity on lipid content in alla tectomised males of *Locusta migratoria migratorioides*. *J. Exp. Biol.* 48, 625-630.

THOMSEN E. et LEA A.(1968) - Control of the medial neurosecretory cells by the *corpus allatum* in *Calliphora erythrocephala*. *Gen. Comp. End.* 12, 51-57.

TIETZ A. (1961) - Fat synthesis in cell free preparations of the locust fat body. *J. Lipid. Res.* 2, 182-187.

TIETZ A. (1962) - Fat transport in the locust. *J. Lipid. Res.* 4, 421-426.

TRIVELLONI J.C. (1960) - Biosynthesis of glucosides and glycogen in the locust. *Arch. Biochem. Biophys.* 17, 569-581.

UVAROV B. (1962) - Séance allocution - *Coll. Intern. C.N.R.S. Paris 114.*

UVAROV B. (1966) - Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. *University Press. Cambridge.*

WAJC E. et PENER M.P. (1969) - The effect of the *corpora allata* on the mating behaviour of the male migratory locust. *Locusta migratoria migratorioides (R et F) Israël Journ. Zool.* 18, 179-192.

WAJC E. et PENER M.P. (1971) - The effect of the *corpora allata* on the flight activity of the male African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides (R et F). Gen. Comp. Endocr.* 17, 327-333.

WALOFF Z. (1961) - Fat content changes in migrating desert locust (*Schistocerca gregaria Forsk). 11ème Int. Congr. Ent. Vienne 1960*, 1, 735.

WALOFF Z. (1963) - Field studies on solitary and *transiens* desert locusts in the red sea area - *Anti Locust Bull. n° 40.*

WALKER P.R. et BAILEY E. (1970) - Metabolism of glucose, trehalose, citrate acetate et palmitate by the male desert locust during adult development *J. Insect Physiol.* 16, 499-509.

WALKER P.R. et BAILEY E. (1971 a) - Effect of allatectomy on fat body lipid metabolism of the male desert locust during adult development. *J. Insect Physiol.* 17, 813-821.

WALKER P.R. et BAILEY E. (1971,b) - Effect of allatectomy on the growth of the male desert locust during adult development. *J. Insect. Physiol.* 17, 1125-1137.

WALKER P.R. et BAILEY E. (1971,c) - Effect of allatectomy on fat body lipogenic enzymes of the male desert locust adult development. *J. Insect. Physiol.* 17, 1359-1369.

WATANABE M.I. et WILLIAMS C.M. (1951) - Mitochondria in the flight muscle of insects. I - Chemical composition and enzymatic content. *J. Gen. Physiol.* 34, 675-689.

WEED-PFEIFFER I.G. (1945) - Effect of the *corpora allata* on the metabolism of adult female grasshoppers. *J. Exp. Zool.* 29, 183-223.

WEIS-FOGH T. (1952) - Fat combustion and metabolic rate of flying locusts *Schistocerca gregaria (Forsk). Phil. Trans. B.* 237, 1-36.

WEIS-FOGH T. (1960) - A rubber like protein in insect cuticle. *J. Exp. Biol.* 37, 889-907.

WEIS-FOGH T. (1964) - Diffusion in insect wing muscle the most active tissue known. *J. Exp. Biol.* 41, 229-256.

WEIS-FOGH T. (1967) - Respiration and trachealventilation in locusts and other flying insects. *J. Exp. Biol.* 47, 561-587.

RESUME

Des *Schistocerca gregaria* sont testés sur des manèges individuels, isolés à l'obscurité et entraînés par leurs seuls battements d'ailes. Aucun stimulus n'est employé.

L'allatectomie pratiquée 2 ou 3 jours après la mue imaginale retarde et diminue d'autant plus l'expression du vol que les criquets ont une moindre tendance à voler. La diminution de la durée de vol est de l'ordre de 14 % chez les bons voiliers, de 25 % chez les autres.

La présence des *corpora allata* n'est pas indispensable à l'établissement et à l'expression des possibilités de vol soutenu. L'absence de *corpora allata* ne modifie pas la succession temporelle des vols successifs. Des *corpora allata* surnuméraires ou un mimétique d'hormone juvénile accroît la réactivité des criquets à certains stimuli et facilite l'expression d'un potentiel de vol acquis ou son acquisition si elle est déjà en cours. L'influence possible des *corpora allata* sur le développement de l'endosquelette et des muscles alaires, l'oxygénation de ceux-ci et l'utilisation des réserves glucidiques et lipidiques sont discutées. Les *corpora allata* ne jouent pas un rôle fondamental dans l'activité de vol de *Schistocerca gregaria*.

note n° 12

EPREUVE

J. Insect Physiol., 1972, *Vol.* 00, *pp.* 000 *to* 000. *Pergamon Press. Printed in Great Britain*

INFLUENCE DES CORPORA CARDIACA SUR LES POSSIBILITÉS DE VOL SOUTENU DU CRIQUET PELERIN *SCHISTOCERCA GREGARIA*

R. MICHEL

Laboratoire d'Ethologie, Université de Rennes, B.P. 25 A, 35 Rennes

(*Received* 26 *January* 1972)

Abstract—An attempt to determine the influence of the corpora cardiaca on sustained flight tendency shown by *Schistocerca gregaria* imagos reared in dense groups has been made, taking into consideration the presence or absence of corpora allata. Thus, nerves have been cut to isolate the corpora cardiaca from the brain (in the presence or absence of corpora allata) or from both brain and corpora allata. A brain isolated from the corpora cardiaca is often filled with neurosecretory tracts: these are found in the median ocellar nerve, corpora cardiaca nerves, and circum-oesophageal connectives among others. The effects of corpora cardiaca ablations with or without the corpora allata have been studied. These different interventions show that the glandular lobes do not seem to have any influence on sustained flight tendency, but after isolating the corpora cardiaca from the brain, or after cardiacectomy, the majority of locusts do not fly continuously any more. The neurohaemal part would therefore seem to be concerned. Some operated individuals are able to fly continuously for several hours; histologically these show corpora cardiaca regenerates (the neurohaemal part). Therefore cerebral neurosecretory material must be able to pass into the regenerated corpora cardiaca and probably be stocked there. This is necessary for flight but in itself not sufficient, as these conditions are fulfilled in intact individuals which do not fly. Insects without corpora allata express their flying tendency later. Possible reasons for the disappearance of sustained flight are discussed especially in connexion with energetic reserves and their possible utilization.

INTRODUCTION

PEU DE CHERCHEURS se sont intéressés à l'influence des glandes endocrines sur la locomotion et les résultats obtenus ne concordent pas toujours. Ceci peut provenir de ce que les animaux employés sont différents mais aussi de la complexité du probléme.

CARLISLE et ELLIS (1963) prouvent le rôle inhibiteur des glandes prothoraciques sur l'activité locomotrice de ces larves et nous avons récemment trouvé un effet similaire sur les adultes (MICHEL 1971b); HASKELL *et al.*, 1965; HASKELL et MOORHOUSE, 1963) etablissent que l'hormone de mue déprime le système moteur des pattes chez les larves de criquets.

ODHIAMBO (1966) avec *Schistocerca* et STRONG (1968) avec *Locusta* ont trouvé des résultats contradictoires en ce qui concerne le rôle des Corpora allata (CA)

sur l'activité 'spontanée' de marche des criquets adultes. Les conclusions concernant l'influence des CA sur le vol des criquets ne concordent pas entièrement. Leur ablation a une action dépressive (MICHEL, 1971a; WAJC et PENNER, 1971), mais nous montrons que cette diminution de l'activité de vol n'affecte pas tous les individus et que cette action, si elle a lieu, peut être persistante ou momentanée (MICHEL, 1971a).

Des injections de corpora cardiaca (CC) peuvent, à faible dose, inciter à la marche et, à forte dose, avoir l'effet contraire chez les larves de *Locusta* (HASKELL *et al.*, 1965) et chez *Periplaneta* (OZBAS et HODGSON, 1958). MILBURN *et al.* (1960) mettent en évidence, *in vivo*, des modifications de l'activité nerveuse dans les pattes métathoraciques de *Periplaneta* variant avec la quantité de CC injectée. HARKER (1956) étudiant le rythme circadien de cette blatte mentionne des résultats très controversés par la suite et parfois infirmés. Ceux concernant le rôle des CC et du ganglion sous-oesophagien sur l'aspect locomoteur n'ont pu être vérifiés ultérieurement par ROBERTS (1966) ni par BRADY (1967). NISHIITSUTSUJI-UWO *et al.* (1967) avec Periplaneta americana et CYMBOROWSKI (1970) avec *Acheta domesticus* observent une activité accrue si la pars intercérébralis (PI) est cautérisée. Ce dernier auteur pense que le matériel issu des cellules de la PI et du ganglion sousoesophagien inhibe l'activité locomotrice chez *Acheta*, tandis que HIGHNAM et HASKELL (1964) montrent que l'activité de vol chez *Schistocerca* entraîne une libération simultanée et importante du matériel à partir du système neurosécrétoire et que MAYER et CANDY (1969a) mettent en évidence dans les CC l'existence d'une hormone indispensable aux criquets pour qu'ils puissent avoir des vols substantiels.

En suite de nos travaux sur les glandes prothoraciques et les CA, nous présentons ici les résultats obtenus par l'isolement ou l'ablation des CC sur l'expression du vol soutenu en présence ou en l'absence des CA. Nous discutons ensuite des résultats.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les conditions d'élevage des criquets, les manèges individuels ($D = 130$ cm) et l'enregistrement du vol basé sur le principe de l'anémomètre thermique ont déjà été décrits (MICHEL, 1969, 1970). Rappelons simplement que les tests ont lieu dans des enceintes isolées, à l'obscurité, à 35°C et sans aucun stimulus: les déplacements des criquets sont dus uniquement à leurs battements d'ailes. On arrête les tests une heure après que les animaux aient cessé de voler

Les ablations et les sections de nerfs sont pratiquées sur des animaux mâles, âgés de 2 ou 3 jours, anesthésiés au CO_2 au cours de l'opération. Un afflux éventuel d'hémolymphe est résorbé avec une trompe à vide. La membrane colaire est fendue juste derrière l'occiput. Le sac trachéen occipital est reséqué. La cardiacectomie est une opération délicate au niveau du ganglion hypocérébral immédiatement sous-jacent aux CC auxquels il est relié par une courte paire de nerfs. Les CA sont prélevés à la pince.

Ces opérations sont réalisées 2 ou 3 jours après la mue imaginale, l'hémolymphe est encore claire et la perte de sang nulle ou très faible. Les animaux de contrôle ont leur sac trachéen occipital reséqué et un peu d'hémolymphe prélevée.

Les opérés sont ensuite placés dans des cages avec les animaux de contrôle et un nombre égal de femelles. Les animaux sont testés sur les manèges pour la première fois 20 jours après la mue imaginale, puis de 10 jours en 10 jours jusqu'à l'âge de 80 jours environ. Pour une plus grande simplicité de la comparaison, nous faisons figurer dans les tableaux, les seules périodes d'activité soutenue exprimées dès le premier ou le deuxième test par la majorité des animaux de contrôle qui volent. Pour une analyse plus détaillée de l'activité de vol de *Schistocerca*, on se reportera à nos publications antérieures (MICHEL, 1969, 1971c).

En vue d'examens histologiques, des animaux ont été décapités en cours de test aux manèges ou immédiatement après. La tête dans laquelle on a percé des ouvertures est fixée avec du picroformol trichloracétique. La neurosécrétion est colorée à la fuchsine paraldéhyde selon GABE (1953).

RÉSULTATS

Déconnexion des corpora cardiaca

Avec le cerveau. On isole les CC du cerveau en sectionnant les nerfs qui les relient. Quarante-deux animaux sont testés. Six d'entre eux présentent un ou deux vols soutenus de durée limitée. A 20 jours, la plupart des sujets sont rosâtres ou brun rouges. Vers l'âge de 30 jours, quelques uns commencent à jaunir. Le jaunissement ne coïncide pas forcément avec une bonne activité de vol (Tableau 1).

Avec le cerveau et les corpora allata. On sectionne les nerfs reliant les CC au cerveau et aux CA 85 sujets sont testés. Huit expriment un ou deux vols soutenus dans des proportions analogues à celles du cas précédent. Les couleurs des animaux sont aussi comparables. Le jaunissement ne coïncide pas forcément avec des possibilités de vol soutenu.

Déconnexion avec le cerveau et allatectomie. Quarante-sept animaux sont testés. Cinq ont une activité de vol soutenue. Les résultats obtenus sont comparables aux précédents mais les vols sont plus tardifs.

Animaux de contrôle. Quarante-quatre criquets ont été testés. Ils deviennent jaunes entre le 13 et le 18^{e} jour. Quarante pour cent volent de façon soutenue pendant 27,15 h entre le 20 et le 60^{e} jour. Quatorze pour cent volent pendant 9,20 h à partir du 30^{e} jour, 22 pour cent volent une ou plusieurs fois pendant des durées très variables (1 à 36 h), le plus souvent après le 40^{e} jour, si les vols sont importants. Vingt-quatre pour cent n'ont aucun vol continu.

Ablation d'organes

Cardiacectomie. Soixante pour cent des animaux meurent dans les jours qui suivent l'opération. Quatre sujets sur 56 individus testés sont capables de vol soutenu. Leur couleur varie du beige au jaune (Tableau 2).

TABLEAU 1—VOL CONTINU EXPRIMÉ PAR DES CRIQUETS AYANT SUBI DES SECTIONS DE NERFS CARDIAQUES

Opération subie	Numéro arbitraire	Age (jours) 20	30	40	50	60	70	← 80	Durée de vol totale (h)
CC isolés du cerveau	1	1,55							1,55
	2		3,35		1				4,35
	3			5,10					5,10
	4			2			0,45		2,45
	5					2,30			2,30
	6							2,50	2,50
	14%								3,17 ± 0,24
CC isolés du cerveau et des CA	1		1			1			2
	2			2,10					2,10
	3				0,55				0,55
	4				3				3
	5				3,20				3,20
	6					5			5
	7					1,45		1,55	3,40
	8							2,45	2,45
	9%								2,51 ± 0,25
CC isolés du cerveau et allatectomie	1		2,10						2,10
	2				5		2,05		7,05
	3					3,55			3,55
	4						2,30		2,30
	5						3,15		3,15
	11 ~~0~~%								3,43 ± 0,49
Animaux de controle	40%	8,25	6,30		7,15	5,05			27,15 ± 1,40
	14%		3,40	3,35		1,25	0,40		9,20 ± 0,54

Cardiacectomie et allatectomie. Soixante-trois pour cent des animaux meurent après cette double opération. Six sujets sur les ~~67~~ animaux testés volent une ou deux fois de façon soutenue mais pendant une durée limitée. Ils volent plus tardivement.

Animaux de contrôle. Quarante-quatre sujets sont testés et se comportent comme leurs homologues de la première série expérimentale. Trente-deux pour cent présentent 24, 10 h de vol soutenu à partir du 20e jour, 17 pour cent volent pendant 12, 15 h du 30 au 70e jour, ~~31~~ pour cent volent une ou plusieurs fois pendant une durée très variable, tardivement si le vol est conséquent. Vingt pour cent ne volent pas du tout de façon soutenue.

TABLEAU 2—VOL CONTINU EXPRIMÉ PAR DES CRIQUETS AYANT SUBI DES ABLATIONS DE GLANDES

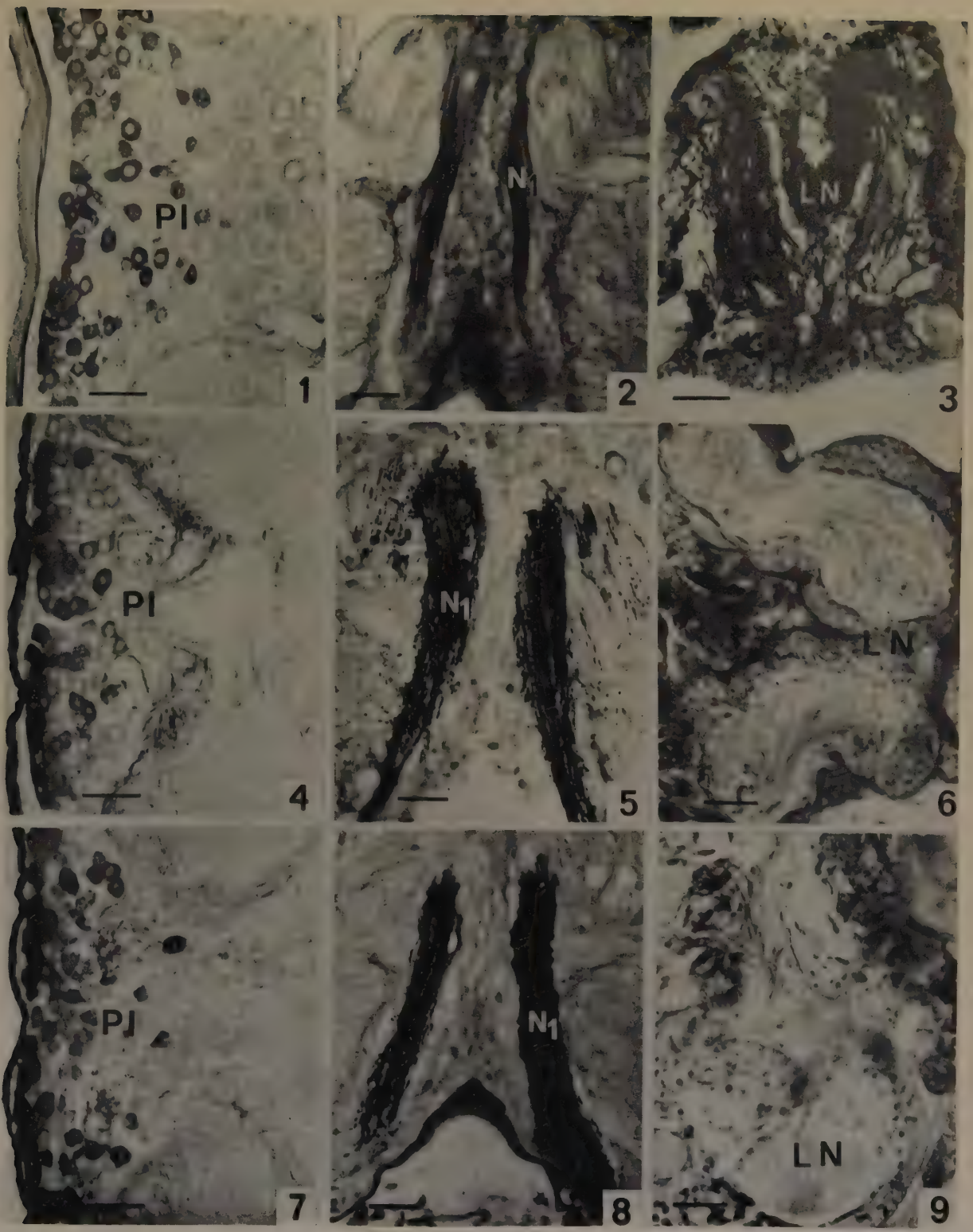
Opération subie	Numéro arbitraire	Age (jours) 20	30	40	50	60	70	80	Durée de vol totale (h)
Cardiacectomie	1		0,55			1			1,55
	2			3,45			1,20		5,05
	3					3,10			3,10
	4					3,35			3,35
	7%								3,25 ± 0,30
Cardiacectomie et allatectomie	1			2					2
	2				1,45			1	2,45
	3					3,55			3,55
	4						1,35		1,35
	5						9,20		9,20
	6							3,55	3,55
	9%								3,50 ± 1,05
Animaux de contrôle	32%	9,45	4,40		6,10	3,35			24,10 ± 1,08
	17%		3,45	4,10		2,05	0,35		10,35 ± 1,15

Examen histologique

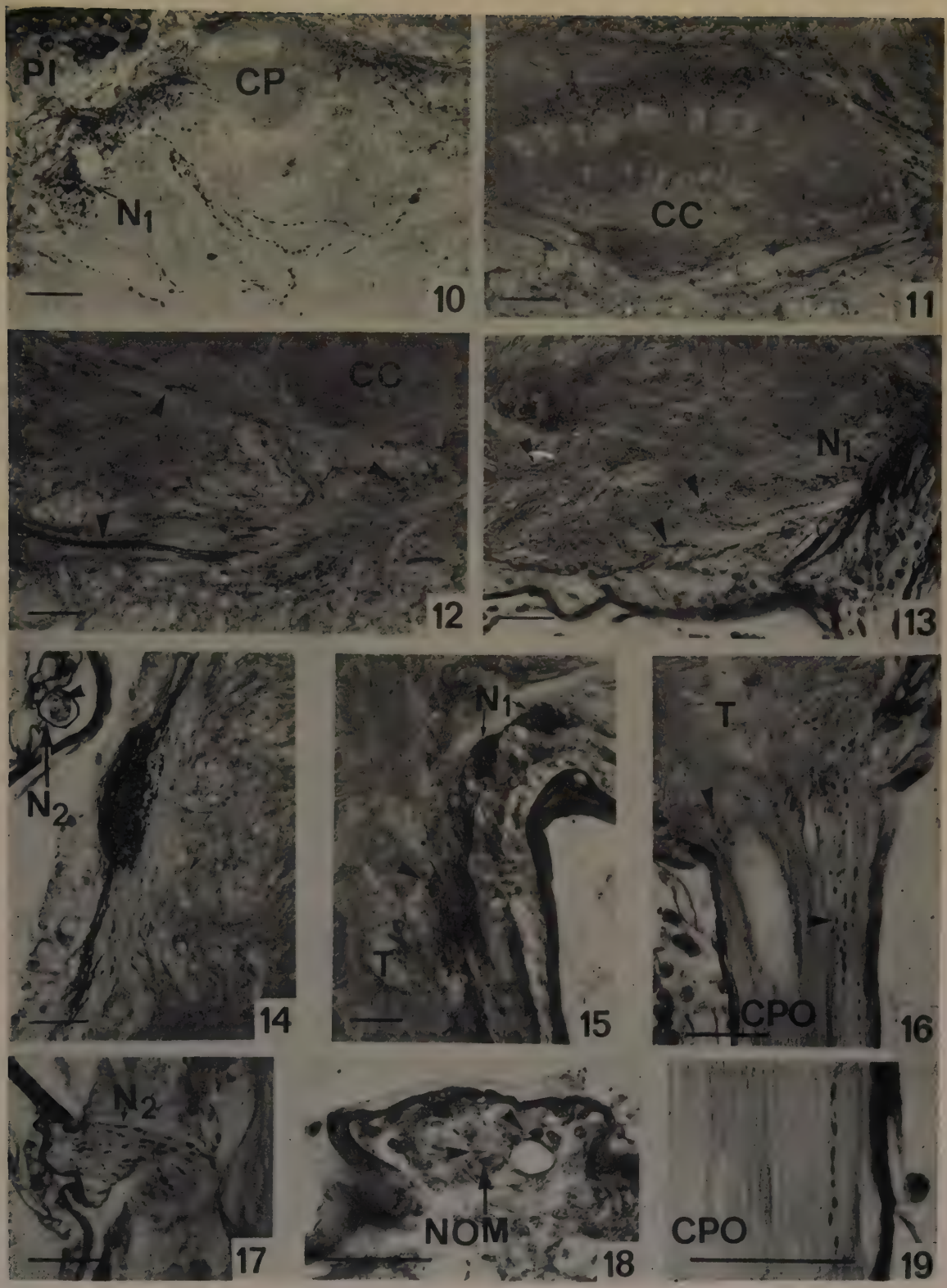
A l'âge de 60 jours environ, la PI des animaux intacts qui ne viennent pas de voler pendant longtemps est en général pleine de matériel neurosécrétoire (Figs. 1–9); celle des opérés est souvent plus remplie surtout chez les individus qui n'expriment pas de vol soutenu. Les nerfs cérébrocardiaques 1 (ncc_1) sont pleins de neurosécrétion chez les animaux de contrôle: ceux des opérés aptes au vol en possèdent davantage, en général. Ces nerfs sont souvent bourrés chez les opérés qui ne peuvent voler. La différence entre les opérés capables ou non de vol soutenu ne nous semble pas devoir être mise essentiellement sur le compte de l'effet du vol (HIGHNAM et HASKELL, 1964) car des individus sacrifiés après une ou plusieurs heures d'activité soutenue présentent une PI et des ncc_1 ayant même aspect. Il nous semble plus probable que le matériel circule mieux chez ces individus. Ce n'est d'ailleurs pas un critère absolu car certains sujets ayant des ncc_1 intracérébraux bourrés volent de façon soutenue.

On remarque assez souvent dans le cerveau des opérés du matériel neurosécrétoire le long de nombreux trajets non pas cantonnés dans une zone proche des nerfs intracérébrocardiaques 1 comme chez des *Locusta* femelles affamées (HIGHNAM et WEST, 1971) mais dans l'ensemble du cerveau et, entre autres, dans le nerf ocellaire médian, les ncc_2 et les connectifs perioesophagiens (Figs. 10–19).

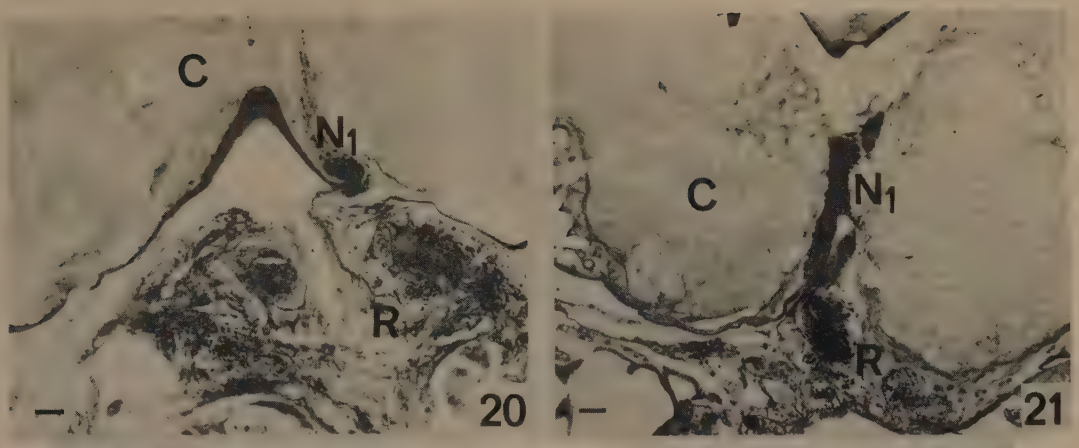
Les CC en place, peuvent contenir des traces de matériel, souvent infimes mais nettes (Figs. 20–25). Selon toutes probabilités, le matériel neurosécrétoire ne transite pas par des CC optiquement vides (HODGSON et GELDIAY, 1959; HIGHNAM, 1962; STRONG, 1965; GIRARDIE, 1967). La présence de traces de ce

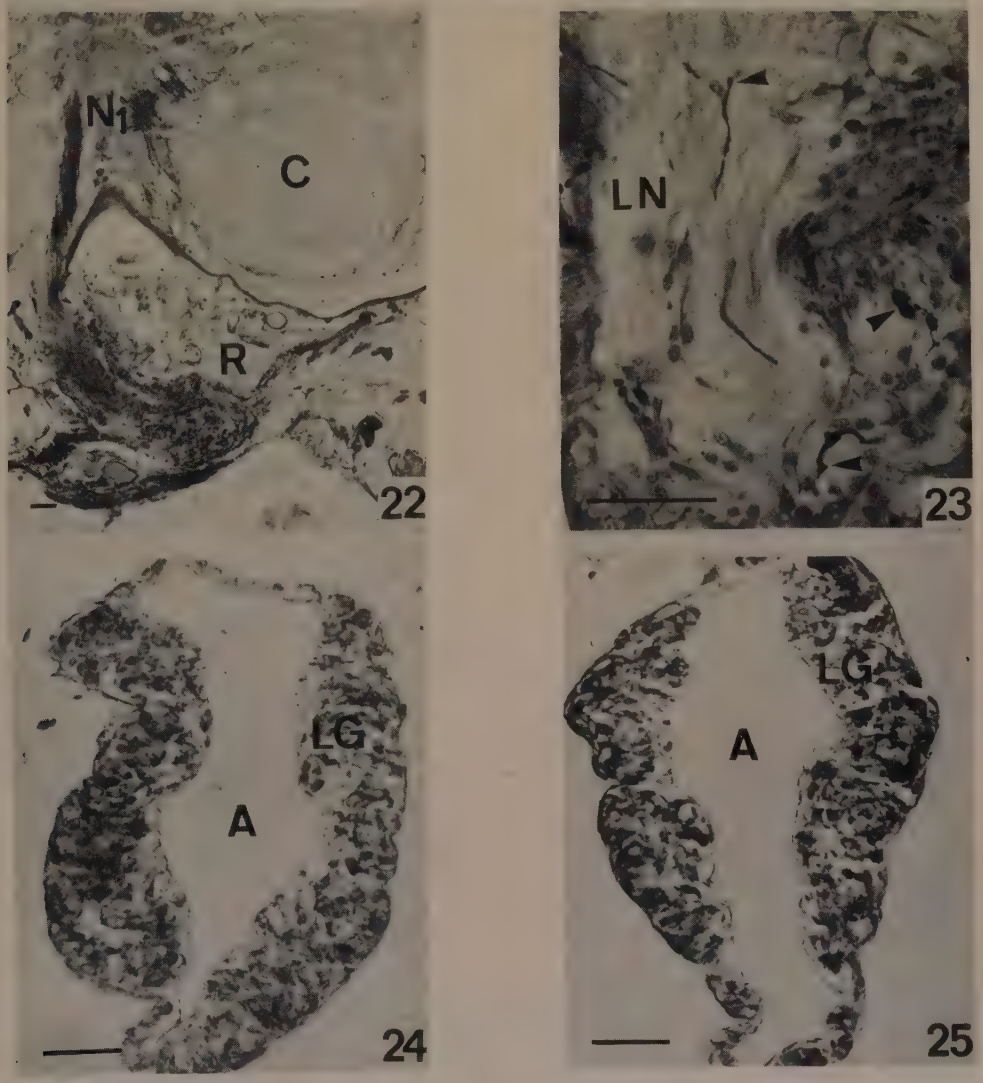


FIGS. 1–9. Les coupes (5 μ) sont horizontales transversales. Les tirets représente 50 μ. Animal intact capable ou non de vol. soutenu (Figs. 1, 2, et 3), Animal à corpora cardiaca isolés du cerveau, capable de vol soutenu (Fig. 4, 5, et 6), n'ayant pas fourni de vol soutenu (Figs. 7, 8, et 9—sub-verticale). LN, lobe neurohémal de corpora cardiaca; N1, nerfs intracérébrocardiaques 1; PI, pars intercérébralis.



FIGS. 10–19. Cerveau déconnecté des corpora cardiaca et présentant des trajets de neurosecrétion. Les coupes (5 μ) sont horizontales transversales sauf celles des Figs. 15, 16, et 19 (transversales, verticales). Les tirets représentent 50 μ. Les coupes ont été faites au niveau de la pars intercérébralis (Fig. 10), du corps central (Figs. 11, 12, et 14), de l'émergence d'un nerf intracérébrocardiaque 1 (Fig. 13), du tritocérébron (Figs. 15 et 16), d'un nerf intracérébrocardiaque 2 (Fig. 17), du nerf ocellaire médian (Fig. 18), et d'un connectif périoesophagien (Figs. 16 et 19). CC, corps central; CP, corps pédonúclé; CPO, connectif périoesophagien; N1, nerf cérébrocardiacue 1 (ncc_1); N2, ncc_2; NOM, nerf ocellaire médian; PI, pars intercérébralis; T, tritocerebron.





FIGS. 20–25. Les coupes (5 μ) sont horizontales transversales. Les tirets représentent 50 μ. Exemples de regénérats de corpora cardiaca d'un criquet n'ayant pu voler de façon soutenue (Fig. 20) capable de vol soutenu (Fig. 22). Type de régénérat "masse de neurosécrétion" (Fig. 21). Traces de neurosécrétion dans un lobe neurohémal de corpora cardiaca isolé (Fig. 23). Lobe glandulaire d'un criquet intact (Fig. 24), ayant eu les corpora cardiaca isolés (Fig. 25). A, aorte dorsale; C, cerveau; LG, lobe glandulaire; LN, lobe neurohémal; N1, nccl; R, Régénérat.

matériel indiquerait-elle un rétablissement de liaisons anatomiques fonctionnelles avec le cerveau ? La très faible teneur en neurosécrétion des CC pourrait-elle être attribuée à l'élimination engendrée par l'activité de vol qui a précédé chez ceux qui volent (HIGHNAM et HASKELL, 1964) ? Nous avons remarqué qu'après un vol d'une vingtaine d'heures sans arrêt, certains sujets intacts n'ont plus de matériel dans le système neurosècrétoire (Michel, non publié). Les CC isolés de criquets opérés sacrifiés après 1 à 3 h de vol soutenu seulement ressemblant tout à fait à ceux des criquets qui ne volent pas, on ne peut guère retenir cette possibilité d'élimination d'une quantité primitivement plus importante de neurosécrétion. En outre, les traces sont trop infimes pour suggérer une véritable liaison fonctionnelle d'ailleurs sans support anatomique précis. Il nous semble improbable que de tels CC puissent jouer un rôle déterminant vis-à-vis des possibilités de vol soutenu.

Manifestent une activité de vol soutenu des sujets ayant un régénérat important à l'extrémité des ncc_1 (Figs. 20–25). Les criquets capables de seuls vols intermittents peuvent aussi en présenter. Chez ces derniers, ils ne sont pas toujours conséquents, on ne distingue parfois que des sortes de masses de neurosécrétion dans le parenchyme. Les régénérats suppléent, au moins partiellement et dans des mesures variables, à l'absence des CC proprement dits (CAZAL, 1971).

Les criquets dont les nerfs reliant le cerveau et les CC ont été sectionnés et ceux dont les CC ont été isolés en plus des CA ont un lobe glandulaire analogue apparemment, à celui des animaux de contrôle (Figs. 20–25). Mais les animaux cardiacectomisés ne présentent pas de régénérat de lobe glandulaire. Les performances réalisées avec ou sans lobe glandulaire n'étant pas significativement différentes, ($P > 0,20$), on en déduit que les lobes glandulaires n'influent pas sur l'expression du vol soutenu. Au contraire, chez les criquets dont les liaisons nerveuses du lobe neurohémal avec le cerveau ont été sectionnées ou dont les CC ont été enlevés, ces possibilités sont très diminuées par rapport à celles des animaux de contrôle ($P < 0,001$); le plus souvent elles sont supprimées (76 à 94 pour cent des cas). Ces possibilités se retrouvent chez des individus parmi ceux qui ont un régénérat de la partie neurohémale. Leur activité de vol reste faible et ne s'exprime qu'une ou deux fois. Il en est de même si les liaisons des CC avec les CA sont interrompues ou s'il y a eu allatectomie en plus des opérations précitées, les variations, dues à un seul individu bon voilier, ne sont pas probantes, mais le vol est plus tardif ce qui confirme des résultats acquis (MICHEL, 1971a). Dans les trois cas, hors les vols soutenus, les animaux n'expriment au cours des tests que des vols intermittents d'une durée totale limitée (10′ à 60′) comme ceux présentés par les animaux qui ne volent jamais de façon continue (MICHEL, 1969).

DISCUSSION

HARKER (1956) étudiant le rhythme circadien d'activité locomotrice chez *Periplaneta* signale qu'une cardiacectomie augmente le niveau d'activité de cette blatte mais cet auteur indique aussi (HARKER, 1960), que sa sécrétion est strictement indispensable au bon fonctionnement du ganglion sous-oesophagien qui réglerait le rhythme circadien. Les expériences concernant le rôle positif des CC vis-à-vis

du ganglion sous-oesophagien ont été formellement infirmées par ROBERTS (1966), NISHIITSUTSUJI-UWO (1968) et BRADY (1969). Précisons que les expériences incluant la cardiacectomie ont été reprises par BRADY (1967) et ROBERTS (1966) qui ne parlent pas de variation quantitative d'activité. Par contre, BRADY (1967) faisant allusion aux expériences qui provoquèrent une libération accrue de neurosécrétion par les CC (HODGSON et GELDIAY, 1959; HIGHNAM, 1961, 1962) montre que l'activité de *Periplaneta* est supérieure les jours qui suivent un stress.

Nos résultats confirment des expériences passées montrant que les CA n'ont pas un rôle fondamental dans l'aptitude au vol chez *Schistocerca*, leur absence retarde l'expression du vol soutenu (MICHEL, 1971a). Les lobes glandulaires des CC ne semblent pas intervenir dans l'aptitude à voler chez ce criquet; mais, en cas de déconnexion de la partie neurohémale avec le cerveau, les possibilités de vol deviennent nulles.

Si, le cerveau n'a pas de liaison fonctionnelle avec ce lobe ou un régénérat convenable, l'animal ne peut voler. Tout se passe comme si le cerveau induit la sécrétion et la libération d'une substance active par les CC ou bien encore comme si le matériel neurosécrétoire issu du cerveau ne pouvant transiter dans les CC, des régénérats convenables ou ne pouvant être stocké en eux, l'animal ne peut voler. Cette dernière hypothèse va dans le sens des observations effectuées par HIGHNAM et HASKELL (1964) et nous-mêmes (MICHEL, 1970b). Ces dernières conditions étant remplies chez des animaux intacts et chez des animaux opérés qui ne volent pas (MICHEL, 1969, 1971a) on en déduit qu'elles sont nécessaires mais insuffisantes.

Les travaux de CYMBOROWSKI (1970) et de DUTKOWSKI *et al.* (1971) montrent qu'en fin de période de jour, l'activité locomotrice de *Acheta domesticus* croît rapidement tandis que continue momentanément la secrétion du matériel des cellules neurosécrétrices de la PI puisqu'elles sont de plus en plus nombreuses à se remplir. Ceci serait probablement dû à un arrêt de la libération du matériel puisqu'un peu plus tard, en début de la période obscure, alors que l'activité locomotrice est à son maximum, DUTKOWSKI *et al.*, n'observent pas de neurosécrétion dans les axones mais uniquement dans les corps cellulaires. La sécrétion de matériel serait arrêtée à ce moment-là. Quand l'activité locomotrice commence à décroître et surtout quand elle atteint son minimum, la libération de matériel reprend puisque les cellules pleines sont de moins en moins nombreuses. Les rapports existant entre l'activité locomotrice de marche et le matériel neurosecrétoire issu de la PI sont donc très différents de ce que l'on a pu observé chez *Schistocerca* et chez *Locusta* quand ils volent (HIGHNAM et HASKELL, 1964; MICHEL, non publié). A l'instar de NISHIITSUTSUJI-UWO *et al.* (1967) avec *Periplaneta americana*, CYMBOROWSKI (1970) observe d'ailleurs, qu'avec une pars cautérisée, l'activité de marche d'*Acheta* est supérieure à la normale.

Les nombreux trajets de neurosécrétions observés dans le cerveau peuvent être dus à une accumulation causée par une libération ralentie du matériel; en temps normal, celui-ci serait optiquement invisible. Il se peut aussi qu'il y ait envahissement du cerveau par des voies et dans des régions où ne circule jamais

ce matériel chez les animaux intacts. L'étude en cours nous permettra peut être de préciser ce problème.

Les CC ont de multiples rôles dont certains sont connus et leur ablation peut supprimer secondairement seulement les possibilités de vol. Un vol soutenu requiert, entre autres conditions, muscles alaires bien développés, une oxygénation pouvant rapidement s'intensifier à leur niveau, des réserves énergétiques suffisantes et utilisables (la mise en réserve dépendant entre autres des possibilités d'assimilation), des pertes d'eau limitées en cours de vol, la circulation sanguine, du moins la composition du sang peuvent être mises en cause. Examinons brièvement, l'impact possible de nos opérations sur ces quelques points.

La suppression du lobe neurohémal ou de ses connexions avec le cerveau diminue considérablement la synthèse des protéines dans le corps gras et accroît leur teneur dans l'hémolymphe. L'ablation des CC chez des mâles adultes âgés de un jour entraîne une chute régulière du poids sec des animaux pendant les 6 jours qui suivent, puis a lieu un retour progressif et lent vers la normale, en plus de 13 jours, puisque le poids sec reste significativement réduit (CAZAL, 1971). On ne connaît pas toutefois le devenir des protéines au niveau des muscles alaires par exemple.

Chez *Schistocerca* (Roussel, communication personnelle) comme chez *Locusta* (ROUSSEL, 1963a, b) l'allatectomie diminue de 20 pour cent environ, la consommation d'oxygène de l'animal entier. La cardiacectomie cause le même effet chez *Locusta* (CAZAL, 1971) et chez *Schistocerca* (ROUSSEL, 1971a). Une cardio-allatectomie diminue de 40 pour cent environ cette consommation (Roussel, communication personnelle). On ne connaît pas l'effet de la cardiacectomie sur le $\dot{Q}O_2$ des muscles alaires, et nous avons prouvé que des animaux allatectomisés pouvaient avoir des vols soutenus de longue durée (MICHEL, 1971b). MINSK (1967) et BENTZ *et al.* (1969) ont montré que l'allatectomie n'influait pas sur les possibilités respiratoires des muscles alaires. L'oxygénation des muscles alaires conditionne impérativement les possibilités de vol (KROGH et WEIS-FOGH, 1951; WEIS-FOGH, 1964, 1967).

Le système endocrinien aurait peu d'effet sur l'alimentation de *Schistocerca*, mais on ne peut assurer l'inverse (HIGHNAM *et al.*, 1966). HILL *et al.* (1966) établissent que la cautérisation de la Pars et l'allatectomie n'altèrent pas la prise d'aliments. Mais des auteurs ont montré l'action en retour de l'alimentation sur la mobilisation du matériel secrétoire (HIGHNAM et HASKELL, 1964; HIGHNAM, *et al.*, 1966; MORDUE, 1967; MORDUE et GOLDSWORTHY, 1969; HIGHNAM et WEST, 1971). DAVEY (1962,a, b) prouve l'utilité d'un facteur présent dans les CC de *Periplaneta* qui libéré par l'alimentation interviendrait vraisemblablement sur la digestion, la circulation et l'excrétion.

Les CC contiennent deux facteurs hypertréhalosémiants. L'un est secrété par la partie glandulaire, l'autre par le cerveau sous forme inerte et stocké dans les CC qui le libèrent après activation dans le lobe nerveux (MORDUE et GOLDSWORTHY, 1969; CAZAL, 1971). Le taux de tréhalose sanguin est nettement inférieur chez les *Locusta* cardiacectomisés (CAZAL, 1971). L'ablation des CC peut donc rendre

difficile le démarrage des vols sur le plan énergétique car ils sont sans doute capables d'élever rapidement le taux de tréhalose hémolymphatique et de le maintenir à un haut niveau (GOLDSWORTHY, 1970). Seul le tréhalose est consommé au début des vols (WEIS-FOGH, 1952; BEENAKKERS, 1965; MAYER et CANDY, 1969a). Les muscles peuvent oxyder complètement le tréhalose (WALKER et BAILEY, 1970) et cette utilisation immédiate permet d'élever rapidement leur température ce qui favorise le vol (WEIS-FOGH, 1952, 1964; PRINGLE, 1957).

Des criquets à PI électrocoagulée (GIRARDIE, 1967; MICHEL, non publié) ou des blattes à PI cautérisée (BRADY, 1967; NISHIITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH, 1968) peuvent avoir une activité de marche ce qui du point de vue énergétique n'est pas étonnant car au repos ou en marche, le tréhalose est seul consommé (WEIS-FOGH, 1952) et TRIVELLONI (1960) ainsi que HINES et SMITH (1963) ont montré qu'une certaine tréhalosynthèse pouvait exister au niveau même des muscles chez le criquet. Celle-ci cependant est trop faible pour permettre un vol vraiment soutenu (WEIS-FOGH, 1952; CANDY, 1970).

Chez *Leucophaea*, des extraits de CC activent le métabolisme du corps gras, cette action serait due aux CC proprement dits non à la neurosécrétion. Les CA activeraient la production du facteur responsable tandis que le cerveau freinerait sa libération par voie nerveuse (MÜLLER et ENGELMAN, 1968). Chez *Blabera*, KEELEY et FRIEDMAN (1967) notent une action activatrice des CC sur la respiration du corps gras. Il est logique de penser que le métabolisme basal de cet organe retentit sur ses possibilités de synthèse et que la disponibilité des substances nécessaires au vol (glucides, lipides), s'en trouve modifiée. CAZAL (1971) remarque que chez les femelles *Locusta* opérées et ne présentant pas de régénérat, le corps adipeux reste blanc et réduit, et démontre que la partie glandulaire n'intervient pas dans les synthèses du corps gras. Chez les *Schistocerca* femelles, cet organe comprend environ 65 pour cent de lipides, 25 pour cent de protéines et 10 pour cent de glucides (HILL *et al.*, 1968).

On sait que dès la 30^{e} min environ, les lipides stockés dans les pattes et surtout dans le corps gras sous forme de triglycérides sont transportés dans l'hémolymphe sous forme de diglycérides (TIETZ, 1967; MAYER et CANDY, 1967) et utilisés par les muscles alaires qui comme le corps gras peuvent oxyder le palmitate (WALKER et BAILEY, 1970). Les lipides constituent le carburant nécessaire aux longs vols (WEIS-FOGH, 1952, 1964; BEENAKKERS, 1965; TIETZ, 1967; CANDY, 1970; WALKER et BAILEY, 1970). Or l'utilisation des lipides requiert une hormone adipokinétique apparemment stockée dans les CC (MAYER et CANDY, 1969b); que deviennent les possibilités d'utilisation chez un criquet cardiacectomisé ?

Au cours des vols, la consommation de lipides compense davantage les pertes d'eau que les glucides (BEENAKKERS, 1969). Chaque mmg de lipide oxydé produit une masse d'eau égale d'après les travaux de CHURCH (1960) sur *Schistocerca* et ceux de HWANG GWAN HEI et MA CHIN CHUN (1964) sur *Locusta*. L' évaporation horaire serait d'environ 45 à 50 mg pour des mâles de 3 g dans nos conditions expérimentales.

En ce qui concerne l'équilibre hydrique, HIGHNAM *et al.* (1965) ont mis en évidence une action des CC sur la diurèse. Le lobe glandulaire a une action antidiurétique (CAZAL, 1965; MORDUE, 1967), tandis que les lobes neurohémaux peuvent avoir une action diurétique (MORDUE, 1969, 1970) ou antidiurétique (CAZAL, 1971) selon les conditions hygrométiques de l'élevage, probablement par action sur le matériel venu du cerveau (MORDUE, 1970; CAZAL, 1971). Cependant, les centres régulateurs de l'équilibre hydrique ne sont pas supprimés chez *Locusta* par une cardiacectomie puisque 6 jours après l'opération, la teneur en eau est redevenue normale (CAZAL, 1971).

Il est probable que des cellules sanguines sont impliquées indirectement ou directement dans les processus de vol. La cardiacectomie retentit sur la répartition des hémocytes, mais on ne sait pas si cela est causé par l'absence des CC ou s'il s'agit d'un effet secondaire dû aux troubles métaboliques car les résultats obtenus miment ceux que l'on observe chez des animaux à jeun (HOFFMANN, 1970); chez *Locusta*, les CC sont impliqués avec le cerveau et le ganglion frontal dans la physiologie de l'alimentation (CLARKE et GILLOTT, 1967).

ROUSSEL (1969, 1971a) montre *in vivo* une très faible diminution du rhythme cardiaque par cardiacectomie. Une cardioallatectomie ne semble pas davantage avoir d'incidence (ROUSSEL, 1971b).

Les CC interviennent à de nombreux niveaux car leur ablation modifie considérablement l'état physiologique général des animaux. Leurs sites et leurs modes d'action sont encore peu connus. Il est difficile de discriminer les effets directs possibles de leur ablation sur le système nerveux par exemple, des effets secondaires qu'elle cause. En outre, l'absence de développement des CA se surajoute à la cardiacectomie. Aussi devrons-nous compléter ces expériences avec des implantations et des injections d'homogénats de ces glandes.

REFERENCES

BEENAKKERS A. M. T. (1965) Transport of fatty acids in *Locusta migratoria* during sustained flight. *J. Insect Physiol.* **11**, 879–888.

BEENAKKERS A. M. T. (1969) Carbohydrate and fat as a fuel for insect flight. A comparative study. *J. Insect Physiol.* **15**, 353–361.

BENTZ F., JOLY L., et JOLY P. (1969) Action des corpora allata sur les mitochondries d'un muscle alaire chez *Locusta migratoria*. *Bull. Soc. zool. Fr.* 94, 195–199.

BRADY J. (1967) Control of the circadian rhythm of activity in the cockroach—I. The role of the corpora cardiaca brain and stress. *J. exp. biol.* **47**, 153–164. II.–The role of the sub-oesophageal ganglion and ventral nerve cord. *J. exp. Biol.* **47**, 165–178.

BRADY J. (1969) How are insect circadian rhythms controlled ? *Nature, Lond.* **223**, 781–784.

CANDY D. J. (1970) Metabolic studies on locust flight muscle using a new perfusion technique. *J. Insect Physiol.* **16**, 531–543.

CARLISLE D. B. and ELLIS P. E. (1963) Prothoracic gland and gregarious behaviour in locusts. *Nature, Lond.* **200**, 603–604.

CAZAL M. (1965) Rôle des corpora cardiaca sur la teneur en eau de quelques orthoptères. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **261**, 3895–3898.

CAZAL M. (1971) Les corpora cardiaca chez *Locusta migratoria* et leurs fonctions. Thèse, Montpellier.

CHURCH N. S. (1960) Heat loss and the body temperatures of flying insects—I. Heat loss by evaporation of water from the body. *J. exp. Biol.* **37**, 171–185.

CLARKE K. U. and GILLOT C. (1967) Studies on the effects of the removal of the frontal ganglion in *Locusta migratoria L.*—I. The effect on protein metabolism. II. Ribonucleic acid synthesis. *J. exp. Biol.* **46**, 13–34.

CYMBOROWSKI B. (1970) Investigations on the neurohormonal factors controlling circadian rhythm of locomotor activity in the house cricket (*Acheta domesticus* L.)—I. The role of the brain and sub-oesophageal ganglion. *Zool. polon.* **20**, 103–126. II. Daily histochemical changes in the neurosecretory cells of the pars intercerebralis and sub-oesophageal ganglion. *Zool. polon.* **20**, 127–151.

DAVEY K. G. (1962a) The mode of action of the corpus cardiacum on the hind gut in *Periplaneta americana*. *J. exp. Biol.* **39**, 319–324.

DAVEY K. G. (1962b) The nervous pathway involved in the release by feeding of a pharmacologically active factor from the corpus cardiacum of *Periplaneta*. *J. Insect Physiol.* **8**, 579–583.

DUTKOWSKI A. B., CYMBOROWSKY B., and PRZELECKA A. (1971) Circadian changes in the ultrastructure of neurosecretory cells of the pars intercerebralis of the house cricket. *J. Insect Physiol.* **17**, 1763–1772.

GABE M. (1953) Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine paraldéhyde. *Bull. micr. appl. Fr.* **3**, 153–162.

GIRARDIE A. (1967) La *pars intercerebralis* chez *Locusta migratoria* L. (Orthoptere) et son rôle dans le développement. Thèse, Strasbourg.

GOLDSWORTHY G. J. (1970) The action of hyperglycaemic factors from the corpus cardiacum *of Locusta migratoria* on glycogen phosphorylase, *Gen. comp. Endocr.* **14**, 78–85.

HARKER J. E. (1956) Factors controlling the diurnal rhythm of activity of *Periplaneta americana* L. *J. exp. Biol.* **33**, 224–234.

HARKER J. E. (1960) Endocrine and nervous factors in insect circadian rhythms. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **25**, 279–287.

HASKELL P. T., CARLISLE D. B., ELLIS P. E., and MOORHOUSE J. E. (1965) Hormonal influences in locust marching behaviour, *Proc. 12th int. Congr. Ent.* **1964**, 290–291.

HASKELL P. T. and MOORHOUSE J. E. (1963) A blood borne factor influencing the activity of the central nervous system of the desert locust. *Nature, Lond.* **197**, 56–58.

HIGHNAM K. C. (1961) Induced changes in the amounts of material in the neurosecretory system of the desert locust. *Nature, Lond.* **191**, 199–200.

HIGHNAM K. C. (1962) Neurosecretory control of ovarian development in *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. micr. Sci.* **103**, 57–72.

HIGHNAM K. C. and HASKELL P. T. (1964) The endocrine systems of isolated and crowded *Locusta* and *Schistocerca* in relation to oöcyte growth, and the effects of flying upon maturation. *J. Insect Physiol.* **10**, 849–864.

HIGHNAM K. C., HILL L., and GINGELL D. J. (1965) Neurosecretion and water balance in the male desert locust *Schistocerca gregaria*. *J. Zool. Lond.* **147**, 201–215.

HIGHNAM K. C., HILL L., and MORDUE W. (1966) The endocrine system and oöcyte growth in *Schistocerca* in relation to starvation and frontal ganglionectomy. *J. Insect Physiol.* **12**, 977–994.

HIGHNAM K. C. and WEST M. W. (1971) The neuropilar neurosecretory reservoir of *Locusta migratorioides* (E. and F.). *Gen. comp. Endocr.* **16**, 574–585.

HILL L., LUNTZ A. J., and STEELE P. A. (1968) The relationships between somatic growth, ovarian growth, and feeding activity in the adult desert locust. *J. Insect Physiol.* **14**, 1–20.

HILL L., MORDUE W., and HIGHNAM K. C. (1966) The endocrine system, frontal ganglion, and feeding during maturation in the female desert locust. *J. Insect physiol.* **12**, 1197–1208.

HINES W. J. W. and SMITH M. J. H. (1963) Some aspects of intermediary metabolism in the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *J. Insect physiol.* **9**, 463–468.

HOFFMANN J. E. (1970) Regulation endocrines de la production et de la différentiation des hemocytes chez un insecte orthoptère *Locusta migratoria migratorioides*. *Gen. comp. Endocr.* **15**, 198–219.

HODGSON E. S. and GELDIAY S. (1959) Experimentally induced release of neurosecretory materials from roach *corpora cardiaca*. *Biol. Bull., Woods Hole* **117**, 275–283.

HWANG GUAN HEI and MA SCHIN CHUN (1964) Fat consumption and water loss of the Oriental migratory locust (*Locusta migratoria manilensis* Meyen) during flight and their relation to temperature and humidity. *J. Zool., Lond.* **16**, 372–380.

KEELEY L. L. and FRIEDMAN S. (1967) Corpus cardiacum as a metabolic regulator in *Blaberus discoïdalis* Serville (Blattidae) I. Long term effects of cardiacectomy on whole body and tissue respiration and on trophic metabolism. *Gen. comp. Endocr.* **8**, 129–134.

KROGH A. and WEIS-FOGH T. (1951) The respiratory exchange of the desert locust (*Schistocerca gregaria*) before, during and after flight. *J. exp. Biol.* **28**, 344–357.

MAYER R. J. and CANDY D. J. (1967) Changes in haemolymph lipoproteins during locust flight. *Nature, Lond.* **215**, 987–990.

MAYER R. J. and CANDY D. J. (1969a) Control of haemolymph lipid concentration during locust flight: and adipokinetic hormone from the corpora cardiaca. *J. Insect Physiol.* **15**, 611–620.

MAYER R. J. and CANDY D. J. (1969b) Changes in energy reserves during flight of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Comp. Biochem. Physiol.* **31**, 409–418.

MICHEL R. (1969) Etude expérimentale des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (*Forsk*). *Rev. Comp. An.* **3**, 46–65.

MICHEL R. (1970) Etude expérimentale de l'activité maximum de vol journalière du criquet Pelerin (*Schistocerca gregaria*) élevé en groupe ou en isolement. *Behaviour* **4**, 286–299.

MICHEL R. (1971a) Influence de l'ablation des corpora allata sur les possibilités de vol continu du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk.). Sous presse.

MICHEL R. (1971b) Etude expérimentale de l'influence des glandes prothoraciques sur l'activité de vol du criquet Pélerin, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). Sous presse.

MICHEL R. (1971c) Variations des capacités de réponse "Vol continu" exprimées par le criquet Pelerin *Schistocerca gregaria* (Forsk.) en fonction de l'âge au premier test. *C. r. Acad. Sci., Paris* **272**, 1297–1300.

MILBURN N., WEIANT E., and ROEDER K. D. (1960) The release of efferent nerve activity in the roach *Periplaneta americana* by extracts of the *corpora cardiaca*. *Biol. Bull., Woods Hole*, **118**, 111–119.

MINSK A. K. (1967) Biochemical aspects of juvenile hormone action in the adult *Locusta migratoria*. *Arch. neérl. Zool.* **2**, 175–258.

MORDUE W. (1967) Physiological effects of corpus cardiacum extracts factors in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Gen. comp. Endocr.* **9**, 475.

MORDUE W. (1969) Hormonal control of malpighian tube and rectal function in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.* **15**, 273–285.

MORDUE W. (1970) Evidence for the existence of diuretic and anti diuretic hormones in locusts. *J. Endocr.* **46**, 119–120.

MORDUE W. and GOLDSWORTHY G. J. (1969) The physiological effects of corpus cardiacum extracts in locusts. *Gen. comp. Endocr.* **12**, 360–369.

MÜLLER H. P. and ENGELMAN F. (1968) Studies on the endocrine control of metabolism in *Leucophaca maderae* (Blattaria)—II. Effect of the corpora cardiaca on fat body respiration. *Gen. comp. Endocr.* **11**, 43–50.

NISHIITSUTSUJI-UWO J., PETROPULOS S. F., and PITTENDRIGH C. S. (1967) Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach—I. Role of the pars intercerebralis. *Biol. Bull., Woods Hole* **3**, 679–696.

NISHIITSUJSUJI-UWO J. and PITTENDRIGH C. S. (1968) Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach—III. The optic lobes, locus of the driving oscillation. *Z. vergl. Physiol.* **58**, 14–46.

ODHIAMBO T. R. (1966) The metabolic effects of the corpus allatum hormone in the male desert locust—II. Spontaneous locomotor activity. *J. exp. Biol.* **45**, 51–63.

OZBAS S. and HODGSON E. S. (1958) Action of insect neurosecretion upon central nervous system *in vitro*, and upon behaviour. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **44**, 825–830.

PRINGLE J. W. S. (1957) *Insect Flight*. Cambridge University Press, London.

ROBERTS S. K. DE F. (1966) Circadian activity rhythms in cockroaches—III. The role of endocrine and neural factors. *J. Cell Physiol.* **67**, 473–486.

ROUSSEL J. P. (1963a) Etude de la consommation d'oxygène chez *Locusta migratoria* L.

ROUSSEL J. P. (1963b) Consommation d'oxygène après ablation des corpora allata chez des femelles adultes de *Locusta migratoria* L. *J. Insect Physiol.* **9**, 721–726.

ROUSSEL J. P. (1969) Action de l'ablation et de l'implantation de corpora cardiaca sur le rhythme cardiaque de *Locusta migratoria* L. *C. r. Acad. Sci., Paris* **269**, 1882–1884.

ROUSSEL J. P. (1971a) Le rythme cardiaque de *Locusta migratoria* L. Thèse, Strasbourg.

STRONG L. (1965) The relationships between the brain, corpora allata, and oöcyte growth in the central american locust, *Schistocerca s.p.*—II. The innervation of the corpora allata, the lateral neurosecretory complex, and oöcyte growth. *J. Insect Physiol.* **11**, 271–280.

STRONG L. (1968) Locomotor activity, sexual behaviour, and the corpus allatum hormone in males of *Locusta*. *J. Insect Physiol.* **14**, 1685–1692.

TIETZ A. (1967) Fat transport in the locust; the role of diglycerides. *Eur. J. Biochem.* **2**, 236–242.

TRIVELLONI J. C. (1960) Biosynthesis of glucosides and glycogen in the locust. *Archs Biochem. Biophys.* **89**, 149–150.

WAJC E. et PENER M. P. (1971) The effect of the *corpora allata* on the flight activity of the male African migratory locust. *Locusta migratoria migratorioides*, *Gen. comp. Endocr.* **17**, 327–333.

WALKER P. R. et BAILEY E. (1970) Metabolism of glucose, trehalose, citrate, acetate, and palmitate by the male desert locust during adult development. *J. Insect Physiol.* **16**, 499–509.

WEIS-FOGH T. (1964) Diffusion in insect wing muscle, the most active tissue known. *J. exp. Biol.* **41**, 229–256.

WEIS-FOGH T. (1967) Respiration and tracheal ventilation in locusts and other flying insects. *J. exp. Biol.* **47**, 561–587.

Weis-Fogh T. (1952) Fat combustion and metabolic r
of flying locusts (Schistocerca gr
Phil. Trans. B, 237, 1–36

note n° 13

VARIATIONS DE LA TENDANCE AU VOL SOUTENU DU CRIQUET PELERIN *SCHISTOCERCA GREGARIA* (FORSK) APRES IMPLANTATION DE *CORPORA CARDIACA*

ABSTRACT

An attempt to determine the *corpora cardiaca*'s influence on sustained flight tendency schown by *Schistocerca gregaria* male imagos reared in dense groups or in isolation has been made taking into consideration the presence or absence of *corpora allata*. *Corpora cardiaca* either whole or in part (glandular or neurohaemal lobe) from either good or poor flyers are inserted into either good or poor flyers abdomens. A small amount of extra *corpora cardiaca* or neurohaemal lobe from good flyers favours sustained flight. An important amount from good or poor flyers inhibits flight. Allatectomized receivers react like intact animals. Locusts isolated for several generations scarcely react. *Corpora cardiaca* which have been without brain connections for a long time have no effect.

Glandular lobes are also without effect and so are *corpora cardiaca* taken from good fliers about 15 days after their connexions with the brain have been cut. Organs taken from good flyers just after a long flight are of little effect. We do not know whether active factors are elaborated by brain and stocked in neurohaemal part of *corpora cardiaca* or activated and stocked in neurohaemal part. *Corpora cardiaca* alone do not control flight tendency. The influence of extra *corpora cardiaca* on the general physiological state and particularly on energizing reserves and their use by wing muscles is discussed.

INTRODUCTION

Les criquets pélerins *Schistocerca gregaria*, sont en général capables de voler d'autant plus longtemps qu'ils sont plus âgés et un certain intervalle de temps est nécessaire entre l'expression de deux vols importants (MICHEL, 1971). On peut dans certains cas, invoquer l'épuisement des réserves énergétiques (WEIS-FOGH, 1952 ; BEENAKKERS, 1965 ; DELPHIN, 1965; HWANG GUAN HEI et MA SCHIN CHUN, 1964) mais souvent nos *Schistocerca* cessent de voler alors que le corps gras est encore abondant. C'est particulièrement indiscutable lorsque les possibilités de vol sont limitées à 2 heures tous les 2 jours : il apparaît alors néanmoins des successions de "périodes" d'activité et d'inactivité de vol (MICHEL, 1969). Il faut donc faire appel à d'autres facteurs que la quantité de réserves énergétiques pour expliquer la présence ou l'absence de l'activité de vol. L'état endocrinien peut être mis en cause et nous avons montré antérieurement (MICHEL, 1972) que des *Schistocerca* cardiacectomisés ou à *corpora cardiaca* isolés du cerveau ne peuvent voler de façon soutenue (MICHEL, 1972) ; quelques uns parmi ceux qui ont un regénérat peuvent acquérir une certaine capacité de vol soutenu. Mais nous avons souligné que les opérations concernant les *corpora cardiaca* modifiant l'état physiologique général des animaux, il est difficile de distinguer les effets directs possibles sur le système nerveux par exemple. De plus, l'impact sur le développement des *corpora allata* se surajoute aux effets de la cardiacectomie. Nous continuons ici nos investigations par des implantations de *corpora cardiaca* et des injections d'homogénats de ces glandes.

MATERIEL ET METHODE

Les conditions d'élevage des criquets, les manèges individuels (D = 130 cm) et l'enregistrement du vol basé sur le principe de l'anémomètre thermique ont déjà été décrits (MICHEL, 1969, 1970, a). Rappelons simplement que les tests ont lieu dans des enceintes isolées, à l'obscurité, à 35° et sans aucun stimulus ; les déplacements des criquets sont dûs uniquement à leurs battements d'ailes.

Nous utilisons des criquets mâles et nous désignons par "bons voiliers" ceux qui volent sans arrêt, lorsqu'ils sont testés pendant deux

heures à l'obscurité, à l'âge de 20 et 25 jours sur les manèges. Les "mauvais voiliers" volent chaque fois de façon intermittente et pendant une durée totale de 30 $\pm$ 10 minutes (nous éliminons les autres). Rappelons que parmi ces mauvais voiliers, certains peuvent exprimer soudainement et à des âges très variables un, parfois deux vols soutenus de durées très variables (jusqu'à 19 heures). Nous avons dans des publications antérieures qualifié ces vols de "tardifs" (MICHEL, 1969, 1971).

Les *corpora cardiaca* ou les parties de *corpora cardiaca* sont prélevées sur des animaux du même âge que ceux qui les reçoivent soit 29 jours environ. Les organes sont recueillis dans du liquide physiologique et introduits avec une aiguille de verre, après dilacération, dans la cavité abdominale des receveurs non anesthésiés. Les animaux de contrôle reçoivent un fragment de muscle.

Les homogénats sont réalisés avec des *corpora cardiaca* centrifugés avec de l'eau distillée pendant cinq minutes à 1200 G. Les injections sont de 15 µl. Les animaux de contrôle reçoivent de l'eau distillée. Les injections se font avec une aiguille de verre dans la cavité abdominale.

Les criquets qui ont reçu un implant ou une injection d'homogénat sont suspendus aux manèges 6 H, 12 H, 24 H et 48 H après l'opération, tous les 2 jours ensuite. Il en est de même pour les animaux de contrôle. A chaque test, l'animal est décroché 1 heure après qu'il ait cessé de voler, sauf lors des premiers tests (30'). Les variations engendrées dans l'activité de vol des animaux par les opérations se produisent le plus souvent dans les 4 jours qui suivent ces dernières. L'analyse des résultats portera donc sur cette période, sauf en certains cas qui seront alors précisés. Les criquets réagissent au plus tôt 12 heures après une injection d'homogénat, et 24 à 48 heures après une implantation.

En ce qui concerne les allatectomies, on prélève les *corpora allata* à la pince. Chez les criquets âgés de 2 à 3 jours, l'hémolymphe est claire et la perte de sang nulle. Ils sont anesthésiés au CO_2.

I - LES RECEVEURS SONT DE MAUVAIS VOILIERS.

A. - EFFET PRODUIT PAR DES *CORPORA CARDIACA* ENTIERS.

a) Les receveurs possèdent leurs *corpora allata*.

1) Les receveurs sont élevés en groupe.

α) Implantation - Une ou deux paires de *corpora cardiaca* provenant soit de bons voiliers, soit de mauvais voiliers sont implantés à de mauvais voiliers (tableau 1). Les insectes qui reçoivent des *corpora cardiaca* de bons voiliers sont trois à cinq fois plus nombreux à exprimer une activité de vol soutenu que les autres.

TABLEAU N° 1

INFLUENCE DE L'IMPLANTATION DE *CORPORA CARDIACA* DE BONS OU DE MAUVAIS VOILIERS SUR LA TENDANCE AU VOL SOUTENU DE MAUVAIS VOILIERS.

Provenance des implants	Nombre de paires de *corpora cardiaca* implantées	Nombre de receveurs exprimant une activité de vol soutenu au cours des 4 jours qui suivent l'opération.	Durée de vol soutenu (en heures)
Bons voiliers	1	10 (44)	6.21 ± 0.35
	2	16 (43)	3.53 ± 0.17
Mauvais voiliers	1	2 (40)	0.48 et 2.23
	2	3 (45)	4.11 ± 0.11
Animaux de contrôle		3 (42)	1.22 ± 0.11

( ) Nombre d'animaux utilisés.

Les criquets qui reçoivent deux paires de *corpora cardiaca* sont plus nombreux (bien que non significativement) à voler que ceux qui n'en reçoivent qu'une, mais leurs performances sont moindres ($P < 0,001$). On ne peut guère analyser les performances des autres criquets, car ceux-ci sont peu nombreux dans chaque cas et l'on sait que les "vols tardifs" sont de durées très variables.

β) Injection d'homogénat - Des expériences similaires aux précédentes ont été effectuées avec des injections d'homogénats* (tableau 2). Les résultats sont très comparables à ceux obtenus avec des implants, mais ils se manifestent plus rapidement (dans les deux jours qui suivent). La tendance à voler est supérieure avec une seule paire de *corpora cardiaca* ($P < 0,01$). Il n'y a pas de différences entre les animaux de contrôle et ceux qui ont reçu des homogénats de *corpora cardiaca* prélevés sur de mauvais voiliers. Au contraire, parmi les criquets qui ont reçu un apport provenant de bons voiliers, un bon nombre expriment un vol soutenu. Ils sont 4 à 6 fois plus nombreux à présenter une activité soutenue que les autres.

TABLEAU N° 2

EFFETS OBTENUS AVEC DES HOMOGENATS DE *CORPORA CARDIACA* DE BONS OU DE MAUVAIS VOILIERS SUR L'ACTIVITE DE VOL SOUTENU DE MAUVAIS VOILIERS.

Provenance des *corpora cardiaca*	Nombre de paires injectées	Nombre d'animaux exprimant une activité de vol soutenu dans les 2 jours qui ont suivi l'opération.	Durée de vol (en heures).
Bons voiliers	1	14 (44)	5.45 ± 0.31
	2	18 (44)	5.08 ± 0.26
Mauvais voiliers	1	2 (44)	4.26 et 2.58
	2	2 (44)	4.58 et 1.20
Animaux de contrôle		3 (44)	2.37 ± 0.58

( ) Nombre d'animaux utilisés.

2) Les receveurs sont élevés en isolement.

28 individus élevés isolément depuis 4 générations reçoivent une paire de *corpora cardiaca* en homogénats faits avec des organes prélevés sur de bons voiliers, 28 autres en reçoivent deux paires. Avec 2 paires, un criquet vole de façon soutenue pendant 47 minutes, un autre pendant 58 minutes respectivement 24 et 48 heures après.

* Nous avons également expérimenté avec des homogénats obtenus à partir de *corpora cardiaca* lyophilisés de vieux *Locusta* des deux sexes, pris au hasard dans un élevage. Ces préparations nous furent très aimablement proposées par M. CAZAL, que nous remercions vivement. Des résultats du même ordre furent obtenus.

Comme tous les mauvais voiliers élevés en groupe ne volent pas davantage avec des apports de *corpora cardiaca* provenant de bons voiliers, on pouvait penser que l'état interne des receveurs conditionne l'action de ces apports, ces expériences le confirment.

b) Les receveurs sont allatectomisés.

Deux paires de *corpora cardiaca* de bons voiliers sont introduites en implants ou en homogénat dans l'abdomen de criquets allatectomisés mauvais voiliers (tableau 3). Comme dans les cas précédents, ces criquets sont plus nombreux à voler de façon soutenue que les animaux de contrôle. Ceux qui ont reçu un homogénat volent moins longtemps ($P < 0,01$).

TABLEAU N° 3

INFLUENCE DE L'IMPLANTATION DE *CORPORA CARDIACA* DE BONS VOILIERS SUR LA TENDANCE AU VOL SOUTENU DE MAUVAIS VOILIERS ALLATECTOMISES.

Etat des *corpora cardiaca* introduits (2 paires).	Nombre d'animaux exprimant une activité de vol soutenu dans les 4 jours qui suivent l'opération.	Durée de vol (en heures).
Dilacérés	14 (46)	5.10 ± 0.32
Homogénéisés	15 (44)	4.25 ± 0.41
Animaux de contrôle	3 (48)	3.06 ± 1.13

( ) Nombre d'animaux utilisés.

L'action au moins essentielle des *corpora cardiaca* vis à vis du vol ne s'exerce donc pas par l'intermédiaire des *corpora allata*.

B. - EFFET PRODUIT PAR LES DIFFERENTES PARTIES DES *CORPORA CARDIACA*.

Les parties glandulaires ou les parties neurohémales de deux paires de *corpora cardiaca* sont implantées à des mauvais voiliers (tableau 4). Ceux qui reçoivent les parties neurohémales sont 6 à 9 fois plus nombreux à

voler que les témoins ou les criquets ayant reçu des parties glandulaires. Les facteurs actifs se trouvent donc dans la partie neurohémale des *corpora cardiaca*.

TABLEAU N° 4

INFLUENCE DE L'IMPLANTATION DE LOBES GLANDULAIRES OU NEUROHEMAUX DE BONS VOILIERS SUR LA TENDANCE AU VOL SOUTENU DE MAUVAIS VOILIERS.

Nature des lobes implantés (2 paires)	Nombre d'animaux exprimant une activité de vol soutenu au cours des 4 jours qui suivent l'implantation.	Durée de vol soutenu (en heures).
Glandulaires	3 (40)	3.31 ± 0.31
Neurohémaux	18 (43)	4.55 ± 0.16
Animaux de contrôle	2 (38)	0.58 et 13.28

( ) Nombre d'animaux utilisés.

C. - EFFET PRODUIT PAR UNE IMPLANTATION DE *CORPORA CARDIACA* PREALABLEMENT DECONNECTES DU CERVEAU.

Deux paires de *corpora cardiaca* déconnectés du cerveau depuis 15 jours environ sont prélevées chez de bons voiliers. Elles sont introduites dans l'abdomen de mauvais voiliers (tableau 5). Ceux-ci ne sont pas plus nombreux à exprimer un vol soutenu que les animaux de contrôle.

Les facteurs induisant le vol ne seraient donc pas conservés ou élaborés dans les *corpora cardiaca* qui ne sont plus en relation avec le cerveau.

TABLEAU N° 5

INFLUENCE DE L'IMPLANTATION DE *CORPORA CARDIACA* (2 PAIRES) DECONNECTES DU CERVEAU SUR L'ACTIVITE DE VOL SOUTENU DE MAUVAIS VOILIERS.

Qualité des receveurs	Mauvais voiliers (36)	Animaux de contrôle (39)
Nombre de receveurs exprimant un vol soutenu au cours des 4 jours qui suivent l'opération.	2	3
Durée de vol soutenu	1.09 et 3.26	0.57 - 1.18 - 11.06

( ) Nombre d'animaux utilisés.

D. - EFFET PRODUIT PAR UNE IMPLANTATION DE *CORPORA CARDIACA* DE BONS VOILIERS VENANT DE FOURNIR UN LONG VOL.

Des *corpora cardiaca* sont prélevés sur des voiliers qui cessent d'eux-même de voler sur les manèges. Ils ont fourni au moins treize heures de vol. Ces organes sont introduits dans des criquets mauvais voiliers (tableau 6). Peu de criquets expriment un vol soutenu ($0,05 < P < 0,02$) et l'activité est moins importante ($P < 0,01$). Les *corpora cardiaca* implantés renferment sans doute trop peu de principe actif.

TABLEAU N° 6

INFLUENCE DE L'IMPLANTATION DE *CORPORA CARDIACA* (2 paires) DE BONS VOILIERS VENANT OU NON DE FOURNIR UN LONG VOL SUR DE MAUVAIS VOILIERS.

Etat des bons voiliers	Nombre d'animaux exprimant une activité de vol soutenu dans les 4 jours qui suivent l'opération.	Durée de vol (en heures).
Venant de fournir un long vol (13 heures).	4 (23)	3.38 ± 0.31
Ne venant pas de voler longtemps	12 (24)	4.43 ± 0.26
Animaux de contrôle	2 (26)	8.08 et 1.12

( ) Nombre d'animaux utilisés.

II - LES RECEVEURS SONT DE BONS VOILIERS.

De bons voiliers reçoivent une ou quatre paires de *corpora cardiaca* provenant de bons ou de mauvais voiliers (tableau 6). Ils sont testés sur les manèges deux ou trois jours après l'implantation. Ceux qui n'ont reçu qu'une paire de *corpora cardiaca* ont une tendance à voler analogue à celles des animaux de contrôle. Il n'en est pas de même pour ceux qui ont reçu quatre paires. Ces criquets volent très nettement moins longtemps ($P < 0,001$).

Testés dix, puis vingt jours après, la tendance à voler diminue (graphique n° 1) chez ceux qui ont bien volé la première fois, selon le schéma classique (MICHEL, 1971). C'est le contraire chez les criquets ayant reçu 4 paires d'organes ; ceux-ci volent davantage.

L'inhibition causée par un apport trop important de *corpora cardiaca* ne semble donc que momentanée. Le vol soutenu disparaît ensuite pendant un certain temps chez la plupart comme à l'habitude (MICHEL, 1971). Au total cependant, au cours des 22 jours qui suivent l'implantation, les criquets ayant reçu une grande quantité de *corpora cardiaca* expriment une moindre quantité de vol ($P < 0,001$) que les criquets de contrôle ou ceux qui n'ont reçu qu'une paire.

DISCUSSION

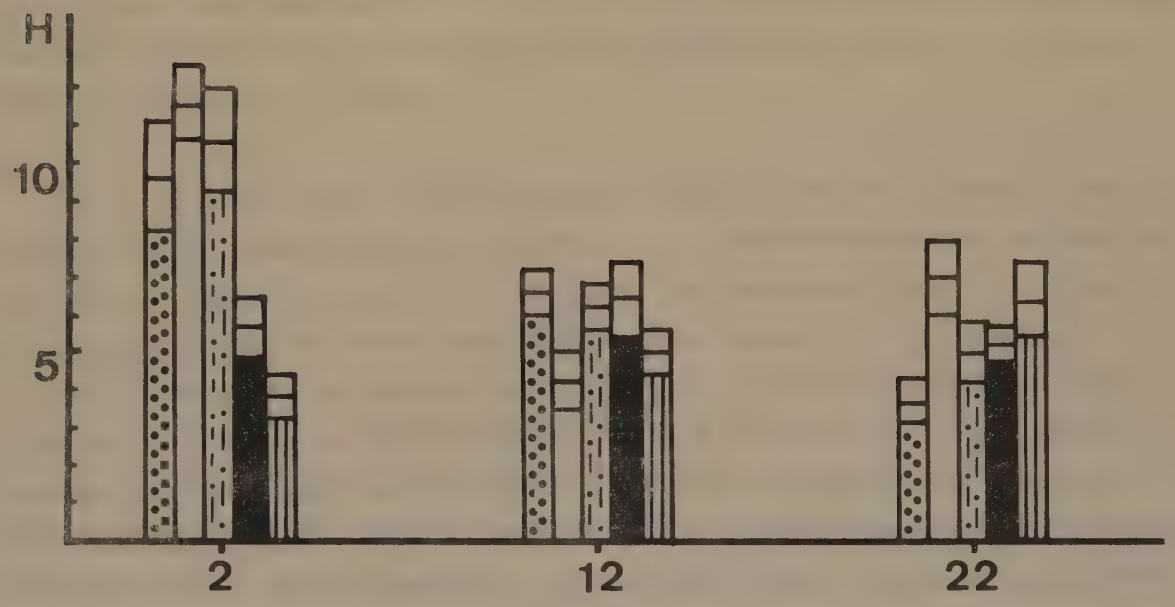
L'ablation des *corpora cardiaca* ou leur isolement par rapport au cerveau a pour effet d'empêcher *Schistocerca* de voler, sauf parfois s'il se forme un regénérat convenable (MICHEL, 1972). Cependant, tous les criquets intacts ne volent pas et le plus souvent les bons voiliers cessent de voler alors que le matériel neurosécrétoire est encore abondant. Nous comparons ici les propriétés de ce matériel vis à vis du vol chez les bons et les mauvais voiliers en effectuant des implantations d'organes d'origines variables.

Des apports de *corpora cardiaca* entiers ou de lobes neurohémaux s'étant révélés dans certaines conditions capables d'engendrer une activité de vol, il convient d'essayer de déterminer à quels niveaux agissent finalement ces implants en ce qui concerne le vol.

Tableau n° 6 - INFLUENCE DE L'IMPLANTATION DE *CORPORA CARDIACA* DE BONS OU DE MAUVAIS VOILIERS SUR L'ACTIVITE DE VOL SOUTENU DE BONS VOILIERS.

Provenance des *corpora cardiaca* implantés	Nombre de paires de *corpora cardiaca* implantées	Durée de vol 4 jours après l'implantation	Durée de vol au cours des 22 jours qui suivent l'implantation
Bons voiliers	1	9.42 ± 0.34	19.40 ± 2.17 (19)
Mauvais voiliers	1	11.25 ± 0.26	22.05 ± 2.31 (20)
Bons voiliers	4	5.46 ± 0.21	17.28 ± 1.47 (16)
Mauvais voiliers	4	3.54 ± 0.16	15.35 ± 2.01 (18)
Animaux de contrôle		10.50 ± 0.38	22.07 ± 2.01 (20)

( ) Nombre d'animaux employés.



Légende du graphique n° 1

- Influence de *corpora cardiaca* de bons ou de mauvais voiliers sur la tendance au vol soutenu de bons voiliers.

- En ordonnée, durée de vol en heures - En abscisse, nombre de jours écoulés depuis l'implantation.

- Implantation d'une paire de *corpora cardiaca* de bons voiliers ⚄ , de mauvais voiliers □ , animaux de contrôle ⚅ , implantation de 4 paires de *corpora cardiaca* de bons voiliers ■ , de mauvais voiliers ▥ .

Nous discuterons des rôles possibles des *corpora cardiaca* sur certains matériaux utilisés au cours du vol : oxygène, glucides et lipides* et sur le système nerveux impliqué dans l'activité de vol.

Le rôle de l'oxygène est très important dans l'activité de vol (KROGH et WEIS-FOGH, 1951 ; WEIS-FOGH, 1964, 1967). On ne connaît pas chez *Schistocerca* l'effet de *corpora cardiaca* surnuméraires sur la consommation d'oxygène, mais LUSCHER et LEUTHOLD (1965) ont montré qu'elle n'est pas modifiée par cette opération chez *Leucophaea*.

Des extraits de *corpora cardiaca* augmentent le métabolisme basal du corps gras (MÜLLER et ENGELMAN, 1968) favorisant les synthèses et peut être aussi les possibilités d'utilisation des produits stockés. CAZAL (1971) montre la forte action stimulatrice de la partie neurohémale. Des animaux allatectomisés recevant trois paires de *corpora cardiaca* ont un corps gras très abondant. Or, c'est dans cet organe que se stockent presque en totalité les lipides et les glucides (WEIS-FOGH, 1952 ; HILL et al., 1968 ; WALKER et al. 1970).

D'autre part, les résultats obtenus par MAYER et CANDY (1969) sont ici d'un intérêt tout particulier. Ces auteurs stimulent par des injections d'extraits de *corpora cardiaca*, la libération dans l'hémolymphe de triglycérides, d'acides gras libres mais surtout de diglycérides à partir du corps gras. Le maximum est atteint 20 à 30 minutes après l'injection et le taux de ces métabolites revient à sa valeur initiale après 2 heures. Ce changement est semblable à celui qui s'observe au cours des vols (MAYER et CANDY, 1967). Des extraits de *corpora cardiaca* ont le même effet *in vitro*. L'hémolymphe des criquets qui volent contient du matériel actif au contraire de l'hémolymphe de ceux qui ne volent pas. Ces auteurs appellent ce principe actif une hormone adipokinétique : elle permettrait les vols soutenus en fournissant du matériel énergétique à partir du corps gras pour les muscles alaires.

On ne sait pas si l'hormone adipokinétique existe dans les *corpora cardiaca* des animaux aptes et inaptes au vol continu, car lors des dosages, les auteurs n'ont pas fait de tests de vol préalables. Des va-

---

* Les glucides sont indispensables au début des vols, les lipides le deviennent rapidement et permettent seuls les vols de longue durée (WEIS-FOGH, 1952).

riations individuelles suffiraient-elles à expliquer le vol prolongé de certains, intermittent chez d'autres ? Quoi qu'il en soit, la libération de l'hormone adipokinétique induite par le vol lui-même ne saurait constituer un inducteur au vol, car elle n'expliquerait pas l'absence de vol soutenu de durée limitée (30 à 50 minutes qui peut ne réquérir que des glucides (WEIS-FOGH, 1952 ; CANDY, 1970). On ne sait d'ailleurs pas si ce principe actif est propre aux *corpora cardiaca*, si le matériel venu du cerveau a les mêmes capacités ou bien s'il est activé au niveau de ces organes.

L'injection de *corpora cardiaca*, *in vitro*, à des conséquences variables sur la glycémie (CAZAL, 1971) mais elle augmente la tréhalosémie chez de nombreux insectes dont *Locusta* (GOLDSWORTHY, 1969), en accroissant le taux de phosphorilase active dans le corps gras (MORDUE et GOLDSWORTHY, 1969 ; GOLDSWORTHY, 1970). Chez ce criquet, MORDUE et GOLDSWORTHY (1969) ont montré que le lobe glandulaire agit positivement sur les taux de phosporilase active et de tréhalose hémolymphatique et que le lobe de stockage activant le matériel venu du cerveau agit dans le même sens. CAZAL (1971) confirme ces résultats par des ablations. Un apport de *corpora cardiaca* pourrait peut être favoriser l'induction au vol, en augmentant au moins le taux de tréhalose hémolymphatique particulièrement utile au début des vols (WEIS-FOGH, 1952) à haute concentration (WEIS-FOGH, 1964).

Il est également possible de discuter de l'effet des *corpora cardiaca* sur le mécanisme régissant la tendance à voler puisque d'une part, une paire de *corpora cardiaca* surnuméraires, quelle que soit leur provenance, n'agit pas sur de bons voiliers et que d'autre part, deux paires de *corpora cardiaca* de bons voiliers incitent davantage d'animaux à voler qu'une seule paire (les performances étant cependant le plus souvent inférieures). Quatre paires de *corpora cardiaca* diminuent surtout momentanément la quantité de vol des bons voiliers.

L'ensemble des résultats obtenus suggère alors qu'il existe dans les *corpora cardiaca* des bons voiliers, une substance favorisant le vol. Elle serait absente ou très insuffisante dans ceux des mauvais voiliers et il n'est pas impossible qu'à forte dose elle devienne inhibitrice. L'addition d'extrait de *corpora cardiaca* dans des préparations de blattes provoquent un accroissement de l'activité nerveuse dans les nerfs des pattes métathoraciques

(MILBURN et al., 1960), mais une trop grande quantité d'extrait altère les nerfs. De même, avec une forte dose d'extrait de *corpora cardiaca*, les *Periplaneta* et les larves de *Locusta* sont inhibées (OZBAS et HODGSON, 1958 ; HASKELL et al. 1965).

Quelle est l'origine des substances actives ? Le fait que seule une implantation de partie neurohémale puisse être active, permet de penser qu'une substance venue du cerveau est en jeu.

Dans une autre publication (MICHEL, 1972) nous avons montré que la cardiacectomie ou l'isolement des *corpora cardiaca* par rapport au cerveau interdit le vol chez *Schistocerca*, sauf parfois dans le cas de regénérats de la partie neurohémale. Nous montrons ici que des *corpora cardiaca* déconnectés du cerveau chez de bons voiliers puis implantés 15 jours après chez de mauvais voiliers ne sont pas efficaces. On sait que le vol soutenu de *Schistocerca* et de *Locusta* est accompagné d'une libération de matériel neurosécrétoire (HIGHNAM et HASKELL, 1964) et il peut arriver que des vols soutenus de 20 heures environ, cessent alors que le système neurosécrétoire est totalement vide (MICHEL, 1970, b). Nous montrons ici, que des *corpora cardiaca* de bons voiliers ayant cessé de voler après une activité de vol de 13 heures environ, sont devenus peu efficaces, ce qui suggère que la cessation de vol des bons voiliers donneurs puisse en être, partiellement au moins, la conséquence. Le cerveau libérerait-il un facteur que stockeraient simplement les *corpora cardiaca* pour libération ultérieure à l'image de ce qui se passe chez *Locusta* pour les hormones prothoracotrope (GIRARDIE, 1967 ; CAZAL, 1971) et mélanotrope (GIRARDIE et CAZAL, 1965 ; CAZAL, 1971)? Ou bien ce facteur serait-il activé au niveau des *corpora cardiaca* comme il en est pour une partie du contrôle de la tréhalosémie (MORDUE et GOLDSWORTHY, 1969 ; CAZAL, 1971) ?

Quoiqu'il en soit, il faut souligner que si les *corpora cardiaca* ont une action certaine sur l'induction au vol, ils ne régissent pas à eux seuls le système dont dépend cette activité, sans quoi le nombre de réponses positives aux implants venus de bons voiliers serait supérieur. Sans doute, faut-il penser que d'autres éléments de l'état interne des receveurs conditionnent l'effet de ces implants, puisque les criquets élevés isolément depuis plusieurs générations leur restent quasi insensibles.

Reste le fait, non expliqué, suivant lequel une grande quantité de *corpora cardiaca* de mauvais voiliers réduit la tendance à voler des bons voiliers encore que le même effet étant obtenu avec la même quantité d'organes de bons voiliers, la cause peut être commune et ne pas dépendre dans ce dernier cas d'une quantité excessive de substance favorisant le vol.

Soulignons l'apparente contradiction entre ces résultats et ceux des auteurs qui ont étudié l'activité de marche chez *Acheta*. Chez cet insecte, la *Pars intercerebralis* semble secréter une substance inhibitrice de ce type de locomotion puisque CYMBOROWSKI (1970) ainsi que DUTKOWSKI et al. (1971) montrent que cette partie du cerveau cesse de libérer du matériel neurosécrétoire quand débute l'activité de marche et que NISHIITSUTSUJI-UWO et al. (1967), NISHIITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH (1968) avec *Periplaneta et Leucophaea* ainsi que CYMBOROWSKI (1970) avec *Acheta* montrent que sa cautérisation provoque un taux de marche supérieur à la normale.

Ces contradictions relèvent peut être seulement d'une différence tenant aux diverses modalités de mise en jeu des programmes locomoteurs de la marche et du vol des insectes, mais on ne peut écarter l'hypothèse de réactions physiologiques spécifiquement différentes chez ces animaux. En effet, RENSING (1967) constate une certaine concomitance entre la libération de matériel du système neurosécrétoire et l'activité locomotrice chez *Drosophila*. Les travaux en cours apporteront peut être quelques informations à ce sujet.

REFERENCES

BEENAKKERS A.M. TH. (1965) - Transport of fatty acids in *Locusta migratoria* during sustained flight. *J. Insect. Physiol.* 11, 879-888.

CANDY D.J. (1970) - Metabolic studies on locust flight muscle using a new perfusion technique. *J. Insect. Physiol.* 16, 531-543.

CAZAL M. (1971) - Les *corpora cardiaca* chez *Locusta migratoria* et leurs fonctions. *Thèse Doctorat, Montpellier.*

CYMBOROWSKI B. (1970) - Investigations on the neurohormonal factors controlling circadian rhythm of locomotor, activity in the House cricket *(Acheta domesticus L.)*. I. The rôle of brain and sub-oesophageal ganglion. *Zool. Poloniae,* 20, 103-126. II. Daily histochemical changes in the neurosecretory cells of the *Pars intercerebralis* and sub-oesophageal ganglion. *Zool. Poloniae,* 20, 127-151.

DELPHIN F. (1965) - The histology and possible functions of neurosecretory cells in the ventral ganglia of *Schistocerca gregaria (Forsk). Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 117, (6), 167-214.

DUTKOWSKI A.B., CYMBOROWSKI B. et PRZELECKA A. (1971) - Circadian changes in the ultrastructure of neurosecretory cells of the *Pars intercerebralis* of the House cricket. *J. Insect. Physiol.* 17, 1763-1772.

GIRARDIE A. (1967) - La *Pars intercerebralis* chez *Locusta migratoria L.* (orthoptère) et son rôle dans le développement. *Thèse Doctorat, Strasbourg.*

GARARDIE A. et CAZAL M. (1965) - Rôle de la *Pars intercerebralis et des corpora cardiaca* sur la mélanisation chez *Locusta migratoria L. C.R. Acad. Sc.* 261, 4525-4527.

GOLDSWORTHY G.J. (1969) - Hyperglycaemic factors from the *corpus cardiacum of Locusta migratoria. J. Insect. Physiol.* 15, 2131-2140.

GOLDSWORTHY G.J. (1970) - The action of hyperglycaemic factors from the *corpus cardiacum* of *Locusta migratoria* on glycogen phosphorylase. *Gen. Comp. Endocr.* 14, 78-85.

HASKELL P.T., CARLISLE D.B., ELLIS P.E. et MOORHOUSE J.E. (1965) - Hormonal influences in locust marching behaviour. *XII Congr. Intern. Ent. Londres 1964,* 290-291.

HIGHNAM K.C. et HASKELL P.T. (1964) - The endocrine systems of isolated and crowded *Locusta* and *Schistocerca* in relation to oöcyte growth, and the effects of flying upon maturation. *J. Insect. Physiol.* 10, 849-864.

HILL L., LUNTZ A. et STEELE P.A. (1968) - The relationships between somatic growth, ovarian growth and feeding activity in the adult desert locust. *J. Insect. Physiol.* 14, 1-20.

HWANG GUAN HEI et MA SCHIN CHUN (1964) - Fat consumption and water loss of the oriental migratory locust (*Locusta migratoria manilensis*, Meyen) during flight and their relation to temperature and humidity. *Jl. Zool.* 16, 372-380.

KROGH A. et WEIS-FOGH T. (1951) - The respiratory exchange of the desert locust (*Schistocerca gregaria*) before, during and after flight. *J. Exp. Biol.* 28, 344-357.

LUSCHER M. et LEUTHOLD R. (1965) - Uber die hormonal Beeinflüssung des respiratorischen Stoffwechsels bei der Schabe *Leucophaea moderae (F)*. *Rev. Suisse Zool.* 72, 618-623.

MAYER R.J. et CANDY D.J. (1967) - Changes in haemolymph lipoproteins during Locust flight. *Nature, Londres*, 215, 987-990.

MAYER R.J. et CANDY D.J. (1969) - Control of haemolymph lipid concentration during locust flight : and adipokinetic hormone from the *corpora cardiaca*. *J. Insect. Physiol.* 15, 611-620.

MICHEL R. (1969) - Etude expérimentale des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria (Forsk)*. *Rev. Comp. An.* 3, 46-65.

MICHEL R. (1970, a) - Etude expérimentale des variations de la tendance au vol chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregario (Forsk)* élevé isolément pendant plusieurs générations. *Ins. Soc.* 1, 21-38.

MICHEL R. (1970, b) - Non publié.

MICHEL R. (1971) - Variations des capacités de réponse "vol continu" exprimées par le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria (Forsk)* en fonction de l'âge au premier test. *C.R. acad. Sci. Paris*, 272, 1297-1300.

MICHEL R. (1972) - Influence des *corpora cardiaca* sur la tendance au vol soutenu du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria (Forsk)*. Sous presse.

MILBURN N., WEIANT E. et ROEDER K.D. (1960) - The release of efferent nerve activity in the roach *Periplaneta americana* by extracts of the *corpora cardiaca*. *Biol. Bull. Wood's Hole*, 118, 111-119.

MORDUE W. et GOLDSWORTHY G.J. (1969) - The physiological effects of *corpus cardiacum* extracts in locusts. *Gen. Comp. Endocr.* 12, 360-369.

MULLER H.P. et ENGELMAN F. (1968) - Studies on the endocrine control of metabolism in *Leucophaea maderae* (Blattaria). II - Effect of the *corpora cardiaca* on fat body respiration. *Gen. Comp. Endocr.* 11, 43-50.

NISHIITSUTSUJI-UWO J. PETROPULOS S.F. et PITTENDRIGH C.S. (1967) - Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach. I - Role of the *Pars intercerebralis*. *Biol. Bull. Wood's Hole*, 3, 679-696.

NISHIITSUTSUJI-UWO J. et PITTENDRIGH C.S. (1968) - Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach. III - The optic lobes, Locus of the driving oscillation. *Zeits Vergl. Physiologie*, 58, 14-46.

OZBAS S. et HODGSON E.S. (1958) - Action of insect neurosecretion upon central nervous system *in vitro*, and upon behaviour. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 44, 825-830.

RENSING L. (1967) - Aspects of the circadian organisation of *Drosophila*. *In* Distribution temporelle des activités animales et humaines. *Masson Ed. Paris* 37-44.

WALKER P.R., HILL L. et BAILEY E. (1970) - Feeding activity, respiration and lipid, and carbohydrate content of the male desert locust during adult development. *J. Insect. Physiol.* 16, 1001-1015.

WEIS-FOGH T. (1952) - Fat combustion and metabolic rate of flying locusts *Schistocerca gregaria (Forsk). Phil. Trans. B*, 237, 1-36.

WEIS-FOGH T. (1964) - Diffusion in insect wing muscle, the most active tissue known. *J. Exp. Biol.* 41, 229-256.

WEIS-FOGH T. (1967) - Respiration and tracheal ventilation in locusts and other flying insects. *J. Exp. Biol.* 47, 561-587.

RESUME

Un essai de détermination de l'influence des *corpora cardiaca* sur la tendance au vol de *Schistocerca gregaria* mâles élevés en groupe dense ou en isolement a été fait avec des animaux intacts ou allatectomisés. Des *corpora cardiaca* de bons ou de mauvais voiliers ont été introduits en totalité ou en partie (lobes glandulaires ou lobes neurohémaux) dans l'abdomen de bons et de mauvais voiliers. Une petite quantité de *corpora cardiaca* surnuméraires entiers ou de lobes neurohémaux prélevés sur de bons voiliers

peut favoriser le vol. Les receveurs allatectomisés réagissent comme les animaux intacts. Les criquets isolés depuis plusieurs générations réagissent à peine. Les lobes glandulaires sont inefficaces comme d'ailleurs les *corpora cardiaca* prélevés sur de bons voiliers après qu'ils aient été déconnectés du cerveau depuis 15 jours environ. Les organes provenant de bons voiliers venant de fournir un long vol sont peu efficaces. Un apport important inhibe le vol même s'il provient de bons voiliers. On ne sait pas si les *corpora cardiaca* stockent simplement des facteurs venus du cerveau ou s'ils les activent. Les *corpora cardiaca* ne contrôlent pas à eux seuls la tendance à voler de *Schistocerca*. L'action de *corpora cardiaca* surnuméraires sur les réserves énergétiques et leur utilisation par les muscles alaires est discutée.

note n° 14

INFLUENCE DE LA *PARS INTERCEREBRALIS* SUR LA TENDANCE AU VOL SOUTENU DU CRIQUET PELERIN *SCHISTOCERCA GREGARIA* (FORSKAL).

ABSTRACT

Destruction of *Pars intercerebralis* by electrocoagulation reduces drastically flight tendency and suppresses continuous flight.

Intact *Pars intercerebralis* is absolutely necessary but not sufficient for continuous flights to take place. *Pars intercerebralis* or entire brain transplantations from good flyers to poor ones are ineffective. *Pars intercerebralis* substances are inactive. These substances are activated in neurohaemal part of *corpora cardiaca* which also stock them. Tissue reactions following electrocoagulation of the neurosecretory part of *Pars intercerebralis* are described.

INTRODUCTION

Dans des publications antérieures (MICHEL, 1972) nous avons été amenés à mettre en cause les *corpora cardiaca* au sujet de l'activité de vol soutenu chez *Schistocerca gregaria*. Une cardiacectomie ou l'isolement des *corpora cardiaca* par rapport au cerveau, sans regénérat convenable de lobe neurohémal, supprime tout vol soutenu (MICHEL, 1972, a). Des implantations de lobes glandulaires sont inefficaces.

Des *corpora cardiaca* entiers de bons voiliers, mais déconnectés du cerveau depuis une quinzaine de jours se révèlent aussi inefficaces. Les organes prélevés sur de bons voiliers venant de voler longtemps sont très peu efficaces.

Au contraire, des implantations de *corpora cardiaca* ou de lobes neurohémaux provenant de bons voiliers ayant peu volé, peuvent accroître

le nombre de criquets qui expriment des vols soutenus (MICHEL, 1972, b). Tout ceci nous amène à étudier l'influence possible du cerveau et plus particulièrement celui de la *Pars intercérébralis* sur l'activité de vol de *Schistocerca gregaria*. Nous essayons ainsi de préciser l'origine du facteur favorisant le vol et de savoir s'il est inerte ou déjà actif lorsqu'il atteint les *corpora cardiaca*.

MATERIEL ET METHODE

Les conditions d'élevage des criquets, les manèges individuels (D = 130 cm) et l'enregistrement du vol basé sur le principe de l'anémomètre thermique ont déjà été décrits (MICHEL, 1969). Les tests ont lieu dans des enceintes isolées, à l'obscurité, à 35°. Aucun stimulus n'est employé, les déplacements des criquets sont dus à leurs seuls battements d'ailes.

Nous appelons "bons voiliers" les criquets qui, testés sur les manèges pendant deux heures, à l'âge de 25 et 30 jours, volent chaque fois sans arrêt. Nous sélectionons comme "mauvais voiliers" ceux qui à chaque test ont un vol intermittent d'une durée totale de 30 ± 10 minutes.

La destruction des cellules médianes de la *Pars intercerebralis* est effectuée par électrocoagulation. Celle-ci est pratiquée un ou deux jours après la mue imaginale, selon la méthode mise au point par GIRARDIE (1967). Le sujet, préalablement anesthésié au CO_2, est immobilisé en position subverticale, la tête luxée hors du thorax. On découpe le tégument du front sur 3 côtés, verticalement le long des deux côtes frontales et horizontalement selon la suture frontale. Le quatrième côté de l'ouverture fait office de charnière au-dessus de l'ocelle médian. Les sacs trachéens et les tissus adipeux qui recouvrent le cerveau sont enlevés. La *Pars intercerebralis* a, en surface, un contour sub-losangique, une couleur jaune souvent plus foncé que celui des tissus voisins. Sa base est située, en général, un peu en dessus du nerf ocellaire médian. On électrocoagule la *Pars intercerebralis* avec un bistouri électrique (type coagulasem) muni d'une électrode constituée d'un fil de platine d'un diamètre de 40 µ. Celui-ci traverse un tube capillaire de verre coudé à 90° auquel il est soudé aux deux extrémités. L'extrémité distale du fil dépasse la gaine de 1,5mm

environ. L'appareil, convenablement réglé, permet d'obtenir des destructions sans effets d'irradiation. Une canule reliée à une trompe à vide permet d'éliminer éventuellement l'hémolymphe au niveau de l'électrode. L'opération terminée, le volet recliné est remis en place. La cicatrisation est rapide.

Les animaux de contrôle ont, comme les opérés, un volet ouvert dans la capsule céphalique. On enlève la graisse et les sacs trachéens qui recouvrent le cerveau à l'emplacement de la *Pars intercerebralis*, on aspire de l'hémolymphe puis le volet est remis en place.

Le prélèvement des *Pars intercerebralis* se fait sur des animaux âgés de 30 jours environ. Le donneur est décapité. Une ouverture est pratiquée dans le tégument entre les yeux, le nerf ocellaire et la suture frontale. On fend la lame neurale, la *Pars* fait saillie, on la prélève à la pince. Le prélèvement des cerveaux est fait de la façon suivante : le donneur est décapité. La partie antérieure de la capsule céphalique est enlevée, le cerveau est mis à nu. On coupe les lobes optiques, le collier perioesophagien juste en dessous du tritocerebron. Le cerveau est prélevé et dégagé de ce qui se rattache à sa face postérieure.

Les cerveaux ou les *Pars intercerebralis* sont recueillies dans un liquide physiologique puis introduites après dilacération pour accroître leur efficacité (GIRARDIE, 1965) dans l'abdomen des receveurs. Les témoins reçoivent un fragment de muscle.

Lors des tests sur les manèges, les criquets sont décrochés une heure après qu'ils aient cessé de voler. Pour les examens histologiques, les têtes sont fixées au picroformol trichloracétique. La neurosecrétion est colorée à la fuchsine paraldéhyde selon GABE (1953).

RESULTATS

A. - ELECTRO-COAGULATION DE LA *PARS INTERCEREBRALIS*.

A la suite de l'électrocoagulation, l'abdomen des criquets est distendu en raison d'une augmentation de la quantité d'hémolymphe (GIRARDIE, 1964 ; HIGHNAM et al., 1965 ; STRONG, 1965). 26 % des opérés survivent.

Les criquets sont testés sur les manèges tous les dix jours à partir de l'âge de 20 jours. 40 à 50 jours après l'opération, 82 % sont devenus plus ou moins jaunes. Dans l'ensemble, le gonflement de l'abdomen s'est résorbé. Dix criquets sont alors prélevés pour examen histologique de leur système neurosécrétoire.

Quelle que soit leur couleur, les sujets opérés ne manifestent à chaque test qu'une réaction de quelques minutes de vol à la suspension aux manèges. En 80 jours, 69 opérés auront volé, au total chacun 57 $\pm$ 4 minutes (tableau 1). Les animaux de contrôle (87) auront, au contraire, exprimé une importante quantité de vol (15.20 $\pm$ 2.11 H) et bon nombre d'entre eux auront volé de façon soutenue *.

TABLEAU N° 1

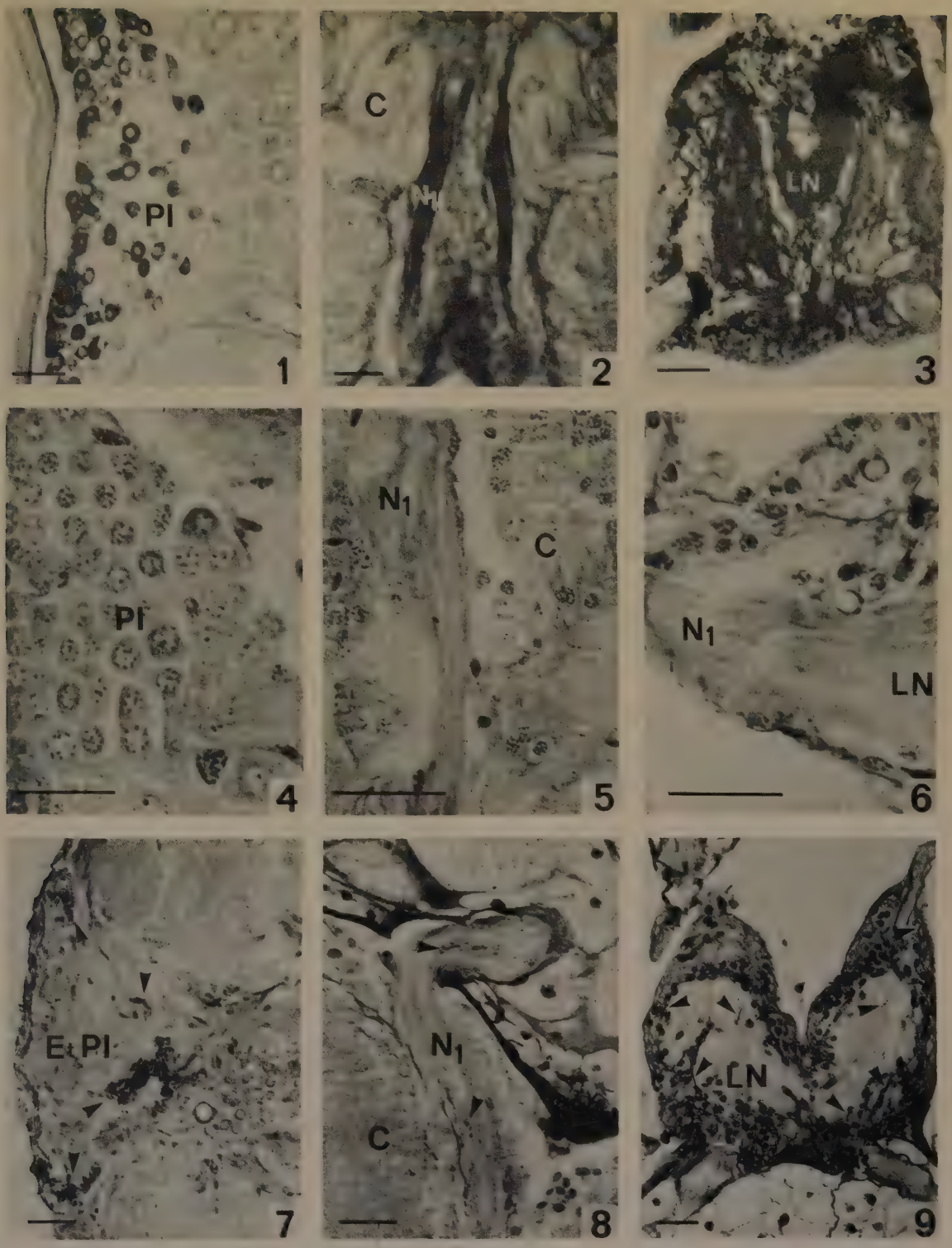
ACTIVITE DE VOL EXPRIMEE PAR DES CRIQUETS AYANT SUBI LA DESTRUCTION DE LA *PARS INTERCEREBRALIS*.

	Criquets opérés (69)	Criquets de contrôle (87)	Comparaison des moyennes.
Durée de vol exprimée en 80 jours (en heures)	0.57 $\pm$ 0.04	16.20 $\pm$ 2.11	P <<0,001

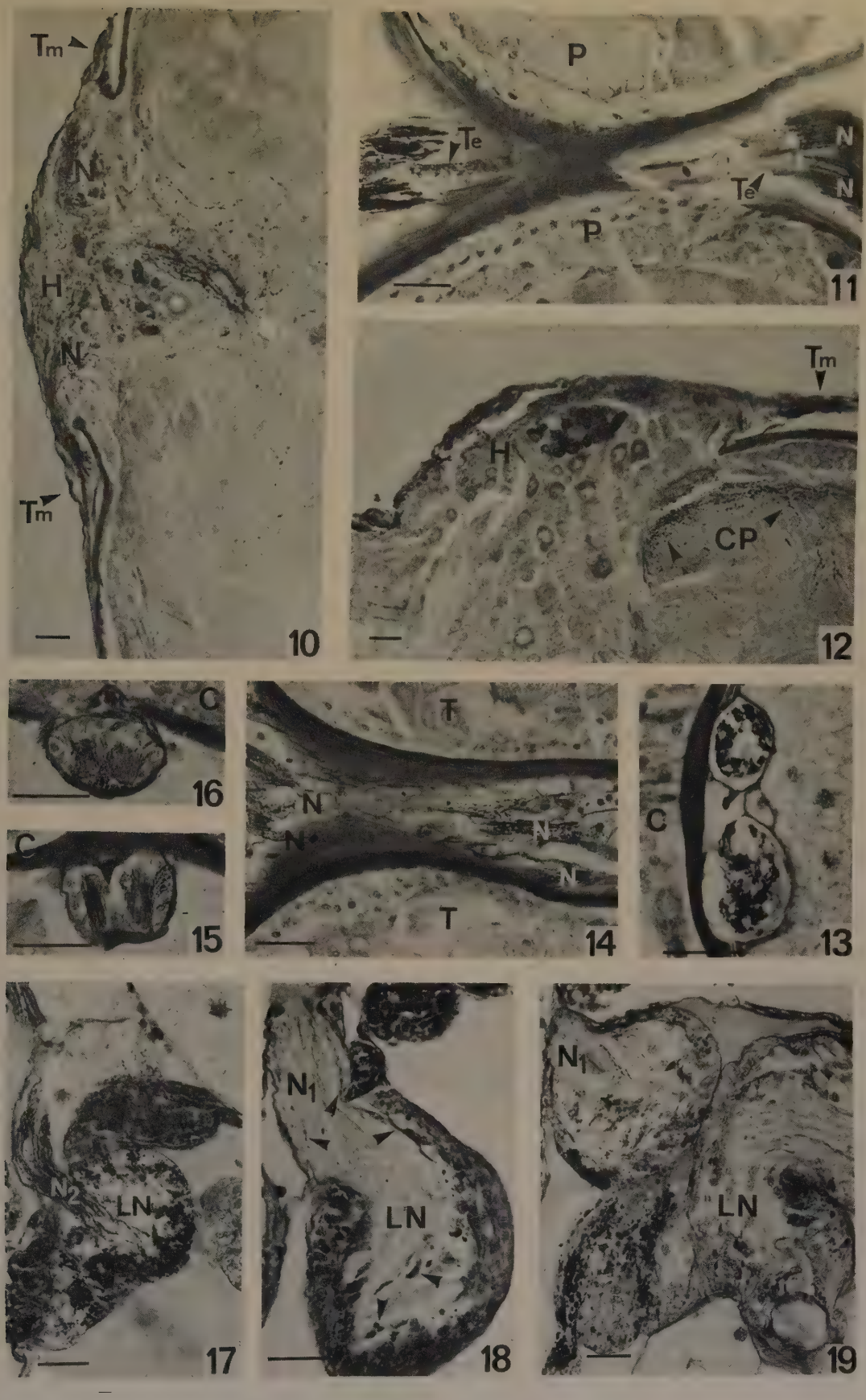
L'examen histologique du système neurosecrétoire de 10 criquets montre que l'emplacement des cellules médianes de la *Pars intercerebralis* est comblé par des formations provenant des tissus nerveux voisins. (Figs.7, 10, 12). Ces formations peuvent faire hernie à l'extérieur.

Chez trois criquets brun rouge , nous n'avons pu déceler clairement de cellules neurosécrétoires dans les tissus nouvellement formés (Fig. 7). Néanmoins, il se trouve çà et là, à la limite des tissus nerveux restés en place et des tissus de comblement, de petites plages très irrégulières de matériel colorable. Les nerfs cérébrocardiaques 1 sont vides ou ne renferment que de rares gouttelettes de neurosécrétion comme les *corpora cardiaca* eux-mêmes (figs. 8 et 9).

* Pour plus de précision concernant le vol chez *Schistocerca*, on se reportera à des études antérieures (MICHEL, 1969, 1971).



Figs. 1-9 - Les coupes (5 µ) sont transversales horizontales. Les tirets représentent 50 µ. Animal intact âgé de 35 jours capable ou non de vol soutenu. Remarquer la présence de neurosécrétion dans les cellules médianes de la Pars intercerebralis (fig. 1), dans les nerfs cérébrocardiaques 1 (fig. 2) et dans les lobes neurohémaux des corpora cardiaca (fig. 3). Animal venant de cesser de battre des ailes pendant 18 heures (figs. 4, 5 et 6). Remarquer la disparition quasi totale du matériel neurosécrétoire dans la Pars intercerebralis (fig. 5) dans un nerf intracérébrocardiaque 1 (fig. 6), à l'entrée d'un lobe neurohémal (fig. 7). Animal dont la destruction de la Pars intercerebralis a été presque complète (figs. 7, 8 et 9). Remarquer les petites plages de matériel colorable à la limite des tissus restés en place et des tissus de comblement (fig. 7), l'absence presque totale de neurosécrétion dans un nerf intracérébrocardiaque 1 (fig.8) et dans les corpora cardiaca (fig. 9). C : cerveau ; Et Pi : emplacement de la Pars intercerebralis ; LN : lobes neurohémaux de corpora cardiaca ; N1 nerf cérébrocardiaque 1 ; Pi : Pars intercerebralis.



Figs. 10-19 - Les coupes (5µ) sont horizontales transversales. Les tirets représentent 50 µ.
Exemple de trajets de "nerfs" quand les cellules médianes de la Pars intercérébralis sont incomplètement détruites par électrocoagulation. La formation en "hernie" émet deux "nerfs" pleins de matériel colorable faisant le tour du cerveau selon le plan sagittal (fig. 10-16). Emplacement de la Pars intercérébralis (fig. 10). Passage des "nerfs" entre les lobes protocérébraux (fig. 11). Emplacement de la Pars intercérébralis à un autre niveau. Remarquer les traînées de matériel à la périphérie des corps pédonculés (fig. 12). Présence des "nerfs" en arrière du cerveau (fig. 13). Passage des "nerfs" entre les lobes du tritocérébron (fig. 14). Présence des "nerfs" en avant du cerveau (fig. 15), à la base de la hernie (fig. 16). C : cerveau ; CP : corps pédonculés ; H : hernie ; N : "nerfs" ; P : Protocérébron ; T : tritocérébron ; Te : trachée ; Tm : trainée de matériel.
Exemple de corpora cardiaca reliés à un cerveau dont les cellules médianes de la Pars intercérébralis ont été incomplètement électrocoagulées (fig. 17-19). Nerf cérébrocardiaque 2 plein de neurosecrétion à son entrée dans les lobes neurohémaux (fig. 17). Nerf cérébrocardiaque 1 presque vide de matériel à son entrée dans les mêmes lobes (fig. 18). Matériel neurosecrétoire en gouttes et en petits amas dans ces lobes (fig. 19). N1, nerfs cérébrocardiaque 1 ; N2 : nerfs cérébrocardiaques 2 ; LN : lobes neurohémaux de corpora cardiaca.

L'ensemble du cerveau et les nerfs cérébrocardiaques 2 ne renferment pas de traînées de neurosecrétion.

Chez cinq criquets, plus ou moins jaunes, et deux criquets brun rouge , les formations renferment quelques cellules neurosécrétrices pleines de matériel (figs.10 et 12). Les nerfs cérébrocardiaques 1 contiennent peu de neurosecrétion. Celle-ci s'y trouve en gouttes plus ou moins éparses (fig. 18). Les *corpora cardiaca* renferment de grosses gouttes,voire de petits amas de matériel (fig. 19). On peut observer des traînées de neurosécrétion dans l'ensemble du cerveau (fig. 12), mais bien moins que lorsque celui-ci est isolé des *corpora cardiaca* (MICHEL, 1972). Les nerfs cérébrocardiaques 2 contiennent des gouttes de matériel ou bien ils en sont remplis (fig. 17) à tel point que l'on peut imaginer que celui qui parvient dans les *corpora cardiaca*,transite en presque totalité par eux.

Chez quatre de ces insectes (deux brun rouge et deux jaunes), deux "nerfs" pleins de neurosécrétion s'élèvent de la partie supérieure de la hernie et passent entre les lobes du protocérébron. Une trachée les accompagne ou non sur une partie du parcours. Ils redescendent côte à côte le long de la face postérieure du cerveau, reviennent vers l'avant en passant entre les lobes du tritocérébron et remontent dans la base de la hernie, après un parcours parallèle à celle-ci. Ils y restent individualisés. A différents niveaux dans cette hernie, ils reçoivent du matériel des cellules neurosécrétrices et s'ouvrent sur les côtés en libérant, semble--t-il, du matériel dans l'hémolymphe (Schéma n° 1 et figs. 10 et 12).

B. - IMPLANTATIONS DE *PARS INTERCEREBRALIS*.

On implante dans la cavité abdominale de mauvais voiliers âgés de 40 jours, une, deux ou quatre *Pars intercerebralis* prélevées sur de bons ou de mauvais voiliers. Les receveurs sont testés sur les manèges 24 heures, 48 heures, et cinq jours après l'opération puis dix et quinze jours ensuite. Comme chez les animaux de contrôle (tableau 2), ils continuent à voler peu et de façon intermittente. Les différences d'activité de vol enregistrées ne diffèrent pas significativement de celles des témoins. Quelques uns ont un, rarement deux vols soutenus de durée très variable que nous assimilons à ce que nous avons appelé des "vols tardifs" dans des publications antérieures

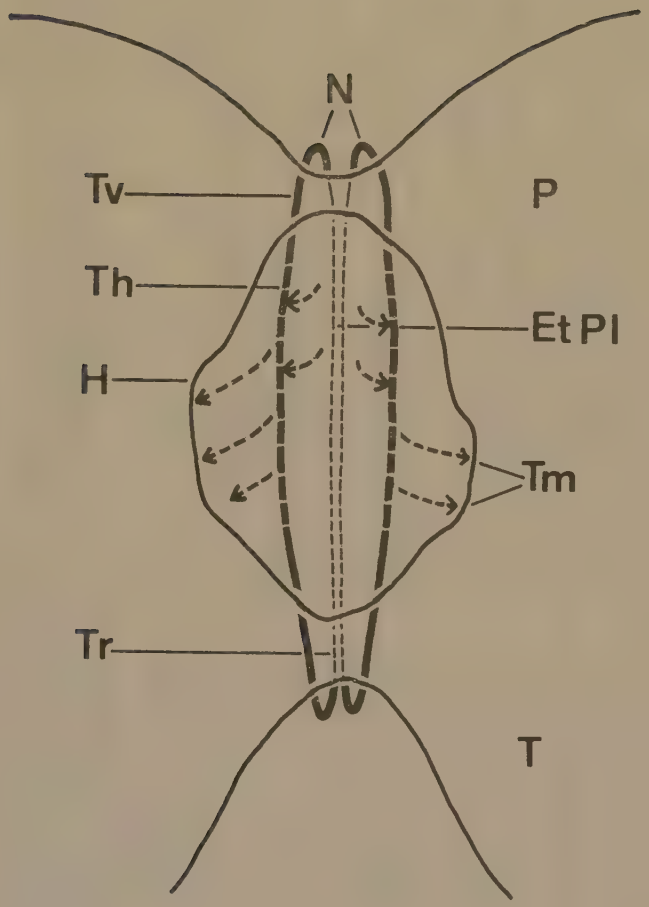


Schéma n°1

Trajets de "nerfs" issus des tissus mis en place à la suite d'une destruction incomplète des cellules médianes de la *Pars intercerebralis* par électrocoagulation.

Et PI - Emplacement des cellules médianes de la Pars intercerebralis

H - Hernie

N - "nerfs" nouvellement formés

T - Tritocérébron

Th - Trajet à l'intérieur de la hernie

Tm - Trajet de matériel colorable

Tr - Trajet en arrière du cerveau

Tv - Trajet en avant du cerveau.

TABLEAU N° 2

INFLUENCE DE L'IMPLANTATION DE *PARS INTERCEREBRALIS* DE BONS OU DE MAUVAIS VOILIERS SUR L'ACTIVITE DE VOL DE MAUVAIS VOILIERS.

Nombre de receveurs	Donneurs	Nombre de Pars implantées	Nombre de criquets ayant eu une activité de vol soutenu au cours des 15 jours qui suivent l'implantation (par périodes de 5 jours.) 1-5	6-10	11-15	Durée des vols soutenus	Durée des vols intermittents +	Comparaison des moyennes
10	Bons voiliers	1	1		1	11.28 0.45	164 ± 5 (18)	N.S.
10		2		1+	1+	1.32 + 2.48	148 ± 32 (9)	N.S.
10		4		1		5.10	106 ± 27 (9)	N.S.
10	Mauvais voiliers	1		1*	1*	6.20 + 1.23	142 ± 26 (9)	N.S.
10		2					152 ± 45 (10)	N.S.
10		4		1	1	0.45 8.09	114 ± 29 (8)	N.S.
Animaux de contrôle (10)					1	0.56 18.32	144 ± 28 (7)	

* c'est le même criquet qui a volé 2 fois
+ l'activité des criquets ayant exprimé une activité de vol soutenu n'est pas comptée
( ) nombre de criquets.

(MICHEL, 1969, 1971). Contrairement à ce qui se passe avec un apport relativement important d'hormone juvénile ou d'un mimétique de cette hormone (MICHEL, 1972, c), les vols soutenus ne sont pas plus nombreux après les implantations d'après notre analyse par périodes de cinq jours (tableau 2). Les résultats obtenus avec les criquets ayant reçu une implantation ne diffèrent manifestement pas de ceux fournis par les témoins.

C. - IMPLANTATION DE CERVEAUX.

Les tests ont lieu comme dans le cas précédent. Les résultats obtenus avec les animaux ayant reçu une implantation de un ou deux cerveaux provenant de bons ou de mauvais voiliers restent comparables avec ceux acquis avec les animaux de contrôle. Les différences ne sont pas significatives. (tableau 3).

DISCUSSION

Chez des animaux normaux, nous avons remarqué parfois des concomitances entre l'arrêt de très longs vols soutenus et l'absence quasi totale de neurosecrétion dans la *Pars intercerebralis* et dans les *corpora cardiaca* (figs. 4 à 6). Dans les expériences présentées ici, l'électrocoagulation de la *Pars intercerebralis* de nos animaux ne supprime pas définitivement toutes possibilités d'élaboration de matériel sécrétoire, mais les retarde et très probablement les diminue beaucoup. Le transit de ce matériel à travers les *corpora cardiaca* doit aussi être diminué par rapport à ce qui se passe à cet âge, chez un animal intact (figs. 1 à 3). Aucun criquet opéré ne peut ensuite voler bien que les tests soient très espacés et effectués jusqu'à un âge avancé des animaux.

Les résultats antérieurement obtenus (MICHEL, 1972, a,b) avec des expériences mettant en cause les *corpora cardiaca* (voir introduction), nous conduisaient à émettre deux hypothèses. Le cerveau élabore un facteur favorisant le vol, les *corpora cardiaca* ne servant qu'à le stocker et à le libérer en quantité suffisante ou bien, le cerveau élabore une substance inerte devenant active au niveau des *corpora cardiaca* pouvant y être stockée puis libérée.

TABLEAU N° 3

INFLUENCE DE L'IMPLANTATION DE CERVEAUX DE BONS OU DE MAUVAIS VOILIERS SUR L'ACTIVITE DE VOL DE MAUVAIS VOILIERS

Nombre de receveurs	Donneurs	Nombre de cerveaux implantés	Nombre de criquets ayant eu une activité de vol soutenu au cours des 15 jours qui suivent l'implantation (par périodes de 5 jours) 1-5	6-10	11-15	Durée des vols soutenus	Durée des vols intermittents	Comparaison des moyennes
10	Bons voiliers	1		1		3.28	134 ± 42 (9)	N.S.
10		2			2	15.08 1.15	118 ± 27 (8)	N.S.
10	Mauvais voiliers	1		1 + 1*	1*	2.05 0.53 + 1	122 ± 31 (8)	N.S.
10		2			1	0.58	146 ± 44 (9)	N.S.
Animaux de contrôle (10)			1		1	6.05 1.28	153 ± 36 (8)	N.S.

* c'est le même criquet qui a volé 2 fois
+ l'activité des criquets ayant exprimé une activité de vol soutenu n'est pas comptée
( ) nombre de criquets.

Les expériences d'électrocoagulation montrent que la partie du cerveau concernée est la *Pars intercerebralis*. Celle-ci est indispensable mais non suffisante pour qu'une activité de vol puisse avoir lieu.

Les implantations de *Pars intercerebralis* s'étant révélées inefficaces dans l'induction au vol (comme celles du cerveau), on peut en conclure que le facteur favorisant le vol arrive encore inerte dans les *corpora cardiaca*. Ceux-ci l'activent dans les lobes neurohémaux et sont capables de le stocker à l'image de ce qui se passe, par exemple, pour une partie du contrôle de la tréhalosémie (MORDUE et GOLDSWORTHY, 1969 ; CAZAL, 1971).

Rappelons que OZBAS et HODGSON (1958) n'enregistrent aucune modification de l'activité d'une chaîne nerveuse de *Periplaneta* en ajoutant à la préparation des extraits de cerveau.

Chez *Drosophila*, l'activité de marche semble coïncider avec la libération de neurosécrétion à partir de la *Pars intercerebralis* et des *corpora cardiaca* et peut être avec la libération d'hormone juvénile (RENSING, 1964, 1967). Cependant, l'implication possible avec d'autres phénomènes circadiens ne permet pas une analyse claire.

Mais nos résultats paraissent s'opposer aux observations effectuées par des auteurs qui ont étudié la marche chez d'autres insectes. La *Pars intercerebralis* d'*Acheta* semble sécréter une substance inhibitrice de ce type de locomotion puisque CYMBOROWSKI (1970), ainsi que DUTKOWSKI et al., (1971) montrent que cette partie du cerveau cesse de libérer du matériel neurosecrétoire quand débute l'activité de marche.

D'autre part, NISHIITSUTSUJI-UWO et al. (1967) et NISHIITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH (1968) avec *Periplaneta* et *Leucophaea* ainsi que CYMBOROWSKI (1970) avec *Acheta* montrent que la cautérisation de la *Pars intercerebralis* est suivie d'un taux de marche supérieur à la normale. Ces contradictions relèvent peut être seulement d'une différence tenant aux diverses modalités de mise en jeu des programmes locomoteurs de l'insecte. Cependant on ne peut écarter l'hypothèse de réactions physiologiques spécifiquement différentes chez ces animaux.

D'autre part, nous montrons ici que chez *Schistocerca*, une électrocoagulation incomplète de la *Pars intercerebralis* peut être suivie de la formation de "nerfs" qui n'existent pas en cet endroit chez les animaux intacts. L'étude de l'ontogenèse de ces "nerfs" est actuellement en cours. La comparaison de leur mode de fonctionnement avec celui des nerfs cérébrocardiaques 1 devrait se révéler intéressante.

REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement, Monsieur le Professeur A. GIRARDIE de nous avoir initié à la technique de l'électrocoagulation.

REFERENCES

CAZAL M. (1971) - Les *corpora cardiaca* chez *Locusta migratoria* et leurs fonctions. *Thèse Doctorat, Montpellier.*

CYMBOROWSKI B. (1970) - Investigations on the neurohormonal factors controlling circadian rhythm of locomotor activity in the House cricket *(Acheta domesticus L).*

I - The role of the brain and suboesophageal ganglion.

II - Daily histochemical changes in the neurosecretory cells of the *Pars intercerebralis* and suboesophageal ganglion. *Zool. Poloniae* 1, 104-126, 127-151.

DUTKOWSKI A.B., CYMBOROWSKI B. et PRZELECKA A. (1971) - Circadian changes in the ultrastructure of neurosecretory cells of the *Pars intercerebralis* of the house cricket. *J. Insect. Physiol.* 9, 1763-1773.

GABE M. (1953) - Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine paraldéhyde. *Bull. Micr. Appl. Fr.* 3, 153-162.

GIRARDIE A. (1964) - Action de la *Pars intercerebralis* sur le développement de *Locusta migratoria L. J. Insect. Physiol.* 10, 599-609.

GIRARDIE A. (1965) - Réduction de l'intermue chez *Locusta migratoria L.* par implantation de *Pars intercerebralis. C.R. Acad. Sci. Paris.* 261, 4247-4249.

GIRARDIE A. (1967) - La *Pars intercerebralis* chez *Locusta migratoria* et son rôle dans le développement. *Thèse doctorat.Strasbourg.*

HIGHNAM K.C., HILL L. et GINGELL D.J. (1965) - Neurosecretion and water balance in the male desert locust (*Schistocerca gregaria). J. Zool.* 147, 201-215.

OZBAS S. et HODGSON E.S. (1958) - Action of insect neurosecretion upon central nervous system *in vitro* and upon behaviour. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 44, 825-830.

MICHEL R. (1969) - Etude expérimentale des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet pélerin *Schistocerca gregaria (Forsk). Rev. Comp. An.*, 3, 46-65.

MICHEL R. (1970) - Non publié.

MICHEL R. (1971) - Variations des capacités de réponse "Vol continu" exprimés par le criquet pélerin *Schistocerca gregaria (Forsk)* en fonction de l'âge au premier test. *C. R. Acad. Sci. Paris.* 272, 1297-1300.

MICHEL R. (1972, a) - Influence des *corpora cardiaca* sur la tendance au vol soutenu du criquet pélerin *Schistocerca gregaria (Forsk)*. Sous presse.

MICHEL R. (1972, b) - Variations de la tendance au vol soutenu du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* après implantation de *corpora cardiaca*. En préparation.

MICHEL R. (1972, c) - Influence des *corpora allata* et de mimétique d'hormone juvénile sur l'activité de vol soutenu du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* élevé en groupe dense ou en isolement. En préparation.

MORDUE W. et GOLDSWORTHY G.J. (1969) - The physiological effects of *corpus cardiacum* extracts in locust. *Gen. Comp. Endocrinol.* 12, 360-369.

NISHIITSUTSUJI-UWO J. et PETROPULOS S.F. et PITTENDRIGH C.S. (1967) - Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach. I. Role of the *Pars intercerebralis*. *Biol. Bull. Wood's Hole*, 3, 679-696.

NISHIITSUTSUJI-UWO J. et PITTENDRIGH C.S. (1968) - Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach. III The optic lobes, locus of the driving oscillation ? *Zeits. Vergl. Physiologie*. 58, 14-46.

RENSING L. (1964) - Daily rhythmicity of *corpus allatum* and neurosecretory cells in *Drosophila melanogaster*. *Meig. Science*. 144, 1586-1587.

RENSING L. (1967) - Aspects of the circadian organisation of *Drosophila*. *In* "La distribution temporelle des activités animales et humaines". *Masson Ed.* Paris, 37-44.

STRONG L. (1965) - The relationships between the brain, *corpora allata* and oöcyte growth in the central American locust *Schistocerca* sp. I . The cerebral neurosecretory system, the *corpora allata* and oöcyte growth. *J. Insect. Physiol.* 11, 135-146.

RESUME

La destruction de la *Pars intercerebralis* par électrocoagulation réduit énormément la tendance à voler et supprime toute expression de vol soutenu. Une *Pars intercerebralis* intacte est absolument nécessaire mais n'est pas suffisante pour que le vol soutenu puisse s'exprimer. Des *Pars intercerebralis* ou des cerveaux entiers prélevés sur de bons voiliers et introduits dans l'abdomen de mauvais voiliers sont inefficaces. Les substances renfermées par la *Pars* sont donc inertes. Elles sont activées dans la partie neurohémale des *corpora cardiaca* qui les stockent. Les réactions des tissus à l'électrocoagulation de la *Pars intercerebralis* sont décrites.